

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Э.З. КОВАЛЬ

КЛАВИЦИПИТАЛЬНЫЕ

ГРИБЫ СССР



АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ МИКРОБИОЛОГИИ И ВИРУСОЛОГИИ
им. Д. К. ЗАБОЛотноГО

Э.З. КОВАЛЬ

КЛАВИЦИПИТАЛЬНЫЕ
ГРИБЫ
СССР



КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1984

Клавипищитальные грибы СССР / Коваль Э. З. — Киев : Наук. думка, 1984. — 288 с.

Книга посвящена важной группе грибов, широко распространенных в природе и имеющих народнохозяйственное значение как фито- и энтомопатогены. Некоторые из них применяются в фармакологической промышленности.

Приводятся сведения по систематике, флоре и экологии 90 видов клавипищитальных грибов, обнаруженных в СССР. Общая часть книги посвящена истории изучения, состоянию изученности и перспективам применения отдельных видов, методам сбора, выделения и культивирования, а также принципам идентификации, ревизии существующих классификационных систем, эволюционным связям. В специальной части приведены ключи определения различных таксонов, диагнозы видов.

Для микробиологов, микологов, энтомологов, специалистов по прикладной энтомологии и микробиометоду, преподавателей и студентов биологических факультетов, институтов, сельскохозяйственных и лесотехнических академий.

Ил. 98. Табл. 6. Библиогр.: с. 270—284.

Ответственный редактор *В. И. Билай*

Рецензенты *М. Я. Зерова, З. Г. Лагитская*

Редакция физиологической, биохимической и медицинской литературы

К $\frac{2003000000-426}{M221(04)-84}$ 262-84

© Издательство «Наукова думка», 1984

ПРЕДИСЛОВИЕ

Клавиципитальные грибы (порядок *Clavicipitales*) входят в состав группы порядков пиреномицетов (*Pyrenomycetidae*) одного из обширнейших классов — сумчатых грибов (*Ascomycetes*), в котором, согласно современным взглядам, насчитывается более 30 000 видов. Это древнейшая обособленная категория, представители которой достаточно широко распространены во многих флористических зонах мира. Они являются компонентами различных биогеоценозов и оказывают заметное влияние на численность популяций растений, членистоногих и животных. В основном это паразиты, хотя среди них есть и факультативные сапротрофы.

Человек издавна знаком с таким часто встречающимся представителем клавиципитальных грибов, как *Claviceps purpurea*, известным под названием «спорынья», паразитом злаковых растений, особенно ржи, в завязи которых образуются характерные черные склероции, часто именуемые «рожки» и содержащие специфические алкалоиды. Вредоносность гриба заключается не только в снижении урожайности зерновых культур, но еще и в том, что при скормливании пораженных растений животным он вызывает болезнь, получившую название «злые корни». На протяжении многих столетий патоген был причиной массовой гибели крупного рогатого скота и наносил значительный вред зерновым культурам. В настоящее время после длительного и тщательного изучения и борьбы с ним в естественных условиях он встречается преимущественно на диких злаках, а овладение способами выделения и культивирования гриба позволяет целенаправленно использовать его как продуцент ценных алкалоидов, применяющихся в медицине.

Не менее опасный и вредоносный близкий вид *Cl. paspali*, обнаруженный и описанный только в начале нашего столетия, быстро распространяющийся, особенно в странах Восточной, Средней и Малой Азии, где выращиваются просынные культуры.

Широко распространены и представители одного из древнейших и наиболее многочисленного в видовом отношении рода *Cordyceps*, для которого научное описание было составлено ранее других клавиципитальных грибов — еще в начале XVIII ст. На различных континентах в лесных экотопах встречаются *C. militaris* и *C. clavulata*, которые считаются перспективными агентами микробиометода. Различные анаморфы рода *Cordyceps* (типа *Cephalosporium*, *Paecilomyces*, *Hirsutella* и т. п.) нашли практическое применение для подавления численности популяций насекомых в естественных биоценозах и в условиях закрытого грунта.

Кордицепсы представляют интерес и в фармакологическом отношении. В древней китайской и тибетской медицине *C. sinensis* считался одним из ценнейших лекарственных средств для лечения астмы и других заболеваний верхних дыхательных путей. Сравнительно недавно из *C. militaris* получен антибиотик кордицепин, подавляющий злокачественные новообразования.

Несмотря на широкое распространение клавиципитальных грибов и их практическое значение исследования они еще недостаточно. В результате этого нет единого мнения о положении их в принятых сейчас классификационных системах, дискутируется трактовка понимания объема всего порядка, отсутствующая

общепринятые критерии для дифференциации таксонов различных рангов внутри порядка. Специальных монографий, посвященных анализу и обобщению накопившихся данных по грибам этого порядка, еще нет. Имеются многочисленные статьи (свыше 2000), касающиеся отдельных представителей клавиципитальных грибов, а также флористические критические сводки рода *Balanisia* для Америки (Diehl, 1950), а также рода *Cordyceps* для всего мира (Kobayasi, 1941), Ковго (Mougeau, 1949, 1962), Новой Зеландии (Dingley, 1953) и Северной Америки (Mains, 1958), материалы которых уже значительно устарели и нуждаются в пересмотре на современном уровне.

Наибольший вклад в исследования клавиципитальных грибов внесли Дж. Наннфельд (Nannfeldt, 1932), Э. Вердерманн (Werdermann, 1954), Э. Лютрел (Luttrell, 1955), А. Муик (Munk, 1957), Дж. Доже (Doquet, 1960), Э. Гойманн (Gaumann, 1964), Р. Деннис (Dennis, 1968), Г. Крайзель (Kreisel, 1969), Ц. Роджерсон (Rogerson, 1970) и Л. Вемейер (Wehmeier, 1975).

У нас в стране изучению клавиципитальных грибов посвящали работы корифеи отечественной микологии и фитопатологии В. Г. Травшель (1900), А. А. Ячевский (1913), Н. А. Наумов (1939), И. Н. Абрамов (1938) и их многочисленные ученики и последователи. Однако исследования их были сосредоточены в основном на видах *Claviceps*. В связи с тем что данные этих работ сведены в монографии В. И. Билай и Н. М. Пидопличко «Токсикобразующие микроскопические грибы» (1970), мы на них не останавливаемся, и в списке литературы приводим только те источники, на которые ссылаемся в тексте.

Ввиду слабой изученности распространения клавиципитальных грибов в СССР многие роды и виды, обнаруженные в последние десятилетия на территории Дальнего Востока, Прибалтики и Украины, не включены в новейшие сводки и определители.

Основой для написания этой монографии послужили наши собственные материалы, собранные с 1955 по 1982 гг. на территории УССР, БССР, ЭССР, ЛитССР, ЛатССР, МолдССР, РСФСР (Ленинградской, Московской, Воронежской, Курской, Калининской, Горьковской областей, Краснодарского, Приморского, Хабаровского краев — Сахалинская и Камчатская области, Курильские о-ва), ГрузССР, АджАССР, АбхАССР, ТатАССР; образцы гербариев отдела споровых растений БИН АН СССР, отдела микологии и бриологии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, ботанического музея Киевского университета им. Т. Г. Шевченко, а также образцы, любезно переданные нам многочисленными коллегами и сборщиками.

Иллюстрации выполнены с натуральных образцов автором. Если в доступной литературе имелись изображения обнаруженных нами видов, то мы приводим и их с целью сравнения и составления максимально достоверного представления о данном виде, ссылаясь при этом на соответствующий библиографический источник.

Автор благодарен всем, кто принимал участие в создании этой книги: участвовал в экспедициях и экскурсиях, обеспечивал материалом и литературой, помогал ценными советами и указаниями. За постоянные консультации и предоставление редких изданий признателен д-ру О. Фассатиной (ЧССР) и проф. И. Кобаяши (Япония), с которыми тесно контактирует более 20 лет.

Поскольку это первая попытка обобщить имеющиеся сведения по клавиципитальным грибам СССР и представить их на современном уровне, заранее благодарим всех, кто высказает критические замечания.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ, ТРАКТОВКА ОБЪЕМА И КЛАССИФИКАЦИОННЫЕ СХЕМЫ КЛАВИЦИПИТАЛЬНЫХ ГРИБОВ

Представители порядка *Clavicipitales* издавна известны во многих странах, поскольку они наносят вред возделываемым зерновым культурам и полезным насекомым и достаточно широко распространены в природе. С самого начала зарождения и формирования ботанической науки эти грибы привлекали внимание натуралистов и исследователей — ботаников и энтомологов — яркими плодовыми телами, необычными связями с растениями, насекомыми, паукообразными и грибами, употребляемыми в пищу. Существовало немало легенд, объясняющих связанные с ними непонятные в то время явления. Так, существовало представление у большинства ученых XVI—XVIII ст. о возможном превращении насекомых в растения. Оно было связано с обнаружением погибших насекомых, на которых разветвленные стромы грибов напоминали растения.

Анализ и сопоставление имеющихся дат, представленных в диагнозах клавиципитальных грибов, позволяют утверждать, что первое достоверное научное описание представителя этой группы было сделано Вейлантом (Vaillant) в 1727 г. и опубликовано в журнале «*Botanicus Parisiensis*» (Лебедева, 1916). Это был гриб, широко известный теперь под названием *Cordyceps militaris*.

В 1754 г. итальянский монах, увлеченный микологией, Ж. Торрубиа (J. Torrubia) обнаружил на осях представителя того же рода *Cordyceps* и попробовал объяснить это явление тем, что насекомое после смерти превращается в гриб. Поскольку действительно в результате деятельности гриба насекомое полностью мумифицируется и от него остается только кутикула, такое объяснение казалось правдоподобным и его придерживались многие ботаники. И только в начале XX ст. по мере накопления научных данных эта наивная теория была раскритикована, а на природу взаимоотношений насекомых и грибов возникли уже более правильные взгляды.

В XVIII ст. были описаны также *Cordyceps sobolifera* (1763 г.), *C. entomorrhiza* (1785 г.), *C. ophiglossoides* (1787 г.), *C. capitata*, (1789 г.), а в дальнейшем и другие не менее известные и древние представители клавиципитальных грибов: в современном понимании роды *Erichloe* (1796 г.) и *Claviceps* (1823 г.).

Несмотря на то что даже по внешним морфологическим признакам большинство видов клавиципитальных грибов хорошо различимо,

достоверные критерии выделения таксонов различных рангов внутри порядка остаются невыясненными и в настоящее время. Это приводит к субъективной трактовке понимания объема порядка и классификации его. Изменение таксономического положения и перенесение представителей его в различные порядки отражают всю сложность номенклатуры и построения системы аскомицетов. Это видно из следующей схемы:

Класс Ascomycetes

Порядок Sphaeriales (Ливвей, 1789; Persoon, 1801; Fries, 1818; Tulanes, 1853)

Семейство Clavicipitaceae (Miller, 1949; Cejp, 1957; Munk, 1957)

Порядок Clavicipitales

Семейство Clavicipitaceae (Nannfeldt, 1932; Gaumann, 1949, 1964; Werdemann, 1954; Arx, Muller, 1954; Dennis, 1960, 1968; Alexopoulos, 1966; Rogerson, 1970)

Подсемейства Oomycetoideae, Clavicipitoideae, Cordycipitoideae (Diehl, 1950)

Семейства Clavicipitaceae, Cordycipitaceae (Kreisel, 1969; Wehmeyer, 1975)

Порядок Hymenocerales

Семейство Hymenocerales (Brefeldt, 1865; Saccardo, 1883; Massee, 1895; Купсанов, 1954)

Подсемейство Clavicipitaceae (Lindau, 1897)

Подсемейства Clavicipitaceae, Cordycipitaceae (Seaver, 1911; Petch, 1931)

Порядок Xylariales, семейство Clavicipitaceae (Luttrell, 1951)

Класс Mycomycetes, подкласс Ascomyceteae, ряд Pyrenomycetae, семейство Dothideaceae (Ячевский, 1913; Vincens, 1917)

Класс Pyrenomycetes, порядок Sphaeriales, семейство

Clavicipitaceae (Ainsworth et al., 1973)

Такая основная структура мицелиальных грибов, как аска, была открыта Д. Гедвигом только в 1784 г. (Ячевский, 1933). Уже тогда фундаторы микологии придавали этому большое значение и пытались использовать строение асок при создании классификаций. Считалось, что аски присущи всем грибам, но образуются они либо в особых емкостях, либо на открытом гимении. По этому признаку все грибы были разделены соответственно на два класса — Angioscarpi и Gymnoscarpi. В классе Angioscarpi был выделен порядок Scleroscarpi (s. l. Sphaeriales), куда относился и род Sphaeria, объем которого впоследствии многократно изменялся. Хотя эта первая классификация грибов, созданная Х. Персоном, была, по сути, полностью искусственной, все же она не только отражала уровень знаний того времени, но и позволяла сделать выводы о возможных критериях, на основании которых можно подходить к построению системы аскомицетов.

Последующим усложнением первоначальной классификации явилось выделение в порядке Scleroscarpi семейства Pyrenomycetes, а в нем группы Sphaeriaceae. В этой системе Э. Фриз исходит уже не только из наличия или отсутствия плодовых тел, но принимает во внимание строение плодового тела, называя его «перитеций». Большая заслуга Э. Фриза и в том, что его описания аскомицетов послужили основой для многих сводок и бинарной номенклатуры грибов. Однако ни Х. Персон, ни Э. Фриз не проводили микроскопических исследований, хотя и понимали их важность. Возможно, поэтому были поме-

щены рядом такие роды, как *Sphaeria* и *Phoma*, хотя о явлении плеоморфизма еще не говорилось. Следующим этапом в развитии взглядов на ценность микроскопических исследований можно считать издание «*Icones fungorum*», в котором были помещены оригинальные рисунки микроскопического строения известных к тому времени асковых грибов (Corda, 1837—1842, цит. по Ячевскому, 1933).

В 60-е годы прошлого столетия были выполнены принципиально новые исследования, результаты которых оказали существенное влияние на дальнейшее развитие микологии, — работы братьев Тюляна по плеоморфизму (Tulasne L., Tulasne S., 1863, цит. по Ячевскому, 1933) и А. де Бари по культивированию асковых грибов на лабораторных средах (de Bary, 1863, цит. по Ячевскому, 1933). С учетом этих новых подходов О. Брефельд (Brefeldt, 1865, цит. по Ячевскому, 1933) создал новую классификацию грибов, в которой выделили шесть классов; один из них был класс *Ascomycetes*, в свою очередь разделяемый на два подкласса — голосумчатых и плодосумчатых. Семейство *Hypocreaceae*, к которому были отнесены представители клавиципитальных грибов, входило в порядок *Pyrrenomycetes* подкласса плодосумчатых.

Наиболее четкую классификацию сумчатых грибов разработал Г. Линдау (Lindau, 1896), используя при этом ряд морфологических критериев. Все грибы были разделены только на три класса — *Phycomycetes*, *Ascomycetes* и *Basidiomycetes*. В классе *Ascomycetes* выделен порядок *Pyrrenomycetinae*, к которому отнесены виды с округлыми плодовыми телами, апикальным устьищем, поверхностным перидием и асками, стоящими внутри перитеция. Клавиципитальные грибы впервые выделены в подсемейство *Clavicipiteae* семейства *Hypocreaceae*, и именно с этих пор их стали рассматривать и трактовать как отдельную группу, которую в дальнейшем, хотя и помещали в разные порядки, но все же ранг семейства и подсемейства всегда определялся этим названием. Таким образом, несмотря на то что род *Cordyceps* был описан ранее, чем *Claviceps*, своим названием порядок обязан выделением грибов последнего рода в группу *Clavicipiteae* — клавиципитовых грибов.

В основу классификации Г. Линдау были положены признаки, характеризующие структуру и сложность организации стром. Для подпорядка *Hypocreales* отличительными признаками считались светлая или яркая окраска и мясистая консистенция стром и перитециев, а подсемейство *Clavicipiteae* характеризовалось хорошо развитой мясистой яркой стромой и нитевидными аскоспорами, которых у других представителей не наблюдалось. Интересно, что объем, установленный Г. Линдау для этой группы, с небольшими изменениями принимается и сейчас. Это восемь родов: *Epichloe*, *Hypocrella*, *Dussiiella*, *Oomyces*, *Cordyceps*, *Balansia*, *Claviceps*, *Ustilaginoidea*. При пересмотре и более тщательных исследованиях Ф. Ирле на основании подсемейства *Clavicipiteae* устанавливает семейство *Clavicipitaceae* с типовым родом *Claviceps* (Earle, 1901).

Дальнейшие изменения в классификации пиреномицетов, в том числе и клавиципитальных грибов, связаны с результатами нового

направления — анатомических и цитологических исследований, а также изучения онтогенеза. Была установлена гетерогенность внешне подобных, но отличающихся тонкой структурой многих таксонов пиреномицетов. К сожалению, в современных сводках (Ainsworth et al., 1973) не упоминается имя отечественного выдающегося миколога А. А. Ячевского, который первым начал исследовать тонкую структуру стром и обнаружил наличие локулей, не имеющих собственных стенок. Развитие этих идей нашло продолжение в трудах Э. Луттрелла (Luttrell, 1955) и А. Мунка (Munk., 1957), а также их последователей (Reynolds, 1981). На основании этих данных А. А. Ячевский относит клавиципитальные грибы в порядок дотидеальных (Ячевский, 1913). Взгляды А. А. Ячевского были поддержаны Ф. Винценсом (Vincens, 1917), который отмечал отсутствие внутренних стенок у перитециев *Claviceps microcephala* (Wallr.) Tul. и *Epichloe typhina*.

Это мнение было опровергнуто Дж. Наннфельдтом (Nannfeldt, 1932). Тщательно изучив накопившиеся к тому времени сведения о тонкой структуре и онтогенезе, он считал возможным выделить порядок *Clavicipitales* с одним семейством *Clavicipitaceae*, рассматривая клавиципитальные грибы как обособленную высокоорганизованную группу. За основу выделения был взят комплекс признаков: значительное усложнение строения стромы и перитециев, наличие специфических нитевидных аскоспор, способных распадаться на отдельные клетки, характерное строение апикального конца аски.

Спустя два года с помощью более совершенных методов исследований у представителя клавиципитальных грибов *Cordyceps agariciformis* была обнаружена настоящая перитециальная оболочка (Jenkins, 1934). Значительно позже наличие оболочки и парафиз, которые имеются на ранней стадии формирования асков и исчезают одновременно с развитием и созреванием их, было доказано для большинства родом клавиципитальных грибов — *Claviceps*, *Cordyceps*, *Balansia*, *Dothichloe*, *Ascopolyporus* и *Dothichloe* (Miller, 1949). Это послужило основанием для объединения клавиципитальных и сферических грибов, однако поддерживать подобную точку зрения решились немногие микологи (см. схему на с. 10).

Таким образом, основным критерием классификаций пиреномицетов, в частности клавиципитальных грибов, было строение стром и перитециев. Более тщательное изучение репродуктивных органов пиреномицетов позволило выделить еще один важный критерий — структуру оболочки асков. На этом основании класс *Ascomycetes* разделили на два подкласса — вначале на *Unitunicatae* и *Bitunicatae*, несколько позже (с учетом ряда коррелирующих особенностей) на *Euascomycetes* и *Loculoascomycetes* (Luttrell, 1955). Исследования Э. Луттрелла снова внесли путаницу в представления о клавиципитальных грибах, поскольку он считал очень важной особенностью строения структуру центра перитеция и на этом основании все пиреномицеты сгруппировал в несколько типов. Согласно этим принципам клавиципитальные грибы относятся к *Xylaria*-типу и вследствие этого они были как семейство отнесены к ксиларияльным грибам (Luttrell, 1955; Cejp, 1957; Doguet, 1960). Однако мно-

гие микологи не соглашались с этим, интуитивно чувствуя разницу между ксилариевыми, сферическими и клавиципитальными грибами (Dennis, 1960, 1968; Gaumann, 1964). Правильность их взглядов доказана сейчас с помощью электронно-микроскопических исследований. В результате изучения представителей родов *Balansia* и *Epichloe* показана разница развития клавиципитальных и ксилариевых грибов, которая состоит в следующем: у грибов с *Xylaria*-типом развития аскогенные гифы развиваются одновременно с базальной и боковой частями полости перитеция, размещаясь в виде палисадного слоя вдоль перитециальной стенки и вперемешку с парафизами. У клавиципитальных грибов аскогенные гифы обособлены в базальной части перитеция, аски формируются из них и в виде своеобразного пучка, а парафизы размещаются на боковой части перитециальной полости и очень быстро исчезают (Mhaskar, Rao, 1976). Таким образом, основной аргумент против самостоятельности порядка *Clavicipitales* был опровергнут. Кроме того, монографы этой группы грибов считают важным признаком при установлении различий клавиципитальных и близких пиреномицетов строение апикального аппарата аски (Kobayasi, 1941, Diehl, 1950; Dingley, 1953; Mains, 1958).

Однако, несмотря на все убедительные доказательства самостоятельности порядка *Clavicipitales*, и в настоящее время на положение в классификационных системах этой группы грибов существуют противоположные взгляды. Возможно, это связано с тем, что в наиболее современной сводке по грибам приводится толкование клавиципитальных грибов в ранге семейства (Ainsworth et al., 1973). Однако в ряде не менее фундаментальных работ клавиципитальные грибы рассматриваются в ранге порядка (Rogerson, 1970, Wehmeyer, 1975).

Учитывая всю накопившуюся информацию о клавиципитальных грибах, разделяем взгляды микологов, признающих порядок *Clavicipitales*. В него, очевидно, следует включать роды *Oomyces*, *Epichloe*, *Claviceps*, *Konradia*, *Ascopolyporus*, *Mycomalus*, *Dussiella*, *Balansiopsis*, *Ustilaginoidea*, *Balansia*, *Torrubiella*, *Hypocrella*, *Podonectria*, *Cordyceps*, *Barya*, *Acrospermum*, *Romanoa*, *AscospERMoides* (Ainsworth et al., 1973), *Myrogenospora* (Luttrell, Bacon, 1977), *Helminthascus* (Коваль, 1974a).

Не менее сложной и запутанной является классификация некоторых родов, более многочисленных в видовом отношении, представители которых характеризуются широким ареалом и высокой экологической валентностью. Такие таксоны привлекали внимание многих исследователей, что порождало соответствующее количество трактовок их объема и положения в системах.

За почти двухсотлетнюю историю с момента установления род *Cordyceps* претерпевал следующие изменения. Вначале его поместили в порядке *Sphaeriales* и относили к родам *Clavaria*, *Sphaeria* (Persoon, 1801) и *Torrubiella* (Tulasne, 1865). Э. Фриз первым выделил его из рода *Sphaeria* в секцию, которой дал наименование *Cordyceps* (Fries, 1818). В дальнейшем за родом сохранилось это название, но его перенесли в порядок *Hypocreales* (Saccardo, 1883) и относили то

к семейству *Hypocreaceae* (Masse, 1895; Lindau, 1897; Seaver, 1911; Petch, 1931), то к *Clavicipitaceae* (Kobayasi, 1941; Bessey, 1950). В дальнейшем, когда исследователи стали признавать порядок *Clavicipitales* (Nannfeldt, 1932), род *Cordyceps* перенесли в него в составе семейства *Clavicipitaceae* (Munk, 1937; Werdermann, 1954; Gausmann, 1964; Мережко, 1981). В новой системе его опять рассматривают в порядке *Sphaeriales* семейства *Clavicipitaceae* Ainsworth, Sparrow, Sussmann, 1973), несмотря на то что на основании серьезных исследований выделено семейство *Cordycipitaceae* (Kreisel, 1969).

Монографическая обработка рода, в котором сейчас во всем мире насчитывается более 150 видов, была проведена И. Кобаяси (Kobayasi, 1941). Он предложил систему рода, объединившую все известные к тому времени виды как на насекомых и пауках, так и на грибах.

В этой системе подроды выделяются на основании строения аскоспор и распада их на отдельные клетки, секции — на основании строения перитециев, подсекции — по расположению перитециев и строению плодущей части, а группы — по строению сумок или по приуроченности к субстрату, что более наглядно представлено схемой:

Kobayasi, 1941

- Подрод *Ophiocordyceps*
 - Группа *Ecapitatae*
 - Группа *Capitatae*
 - Секция *Epicarposoma*
 - Подсекция *Clavatae*
 - Секция *Cryptocarpusoma*
 - Подсекция *Capitatae*
 - Подсекция *Laterales*
 - Подрод *Eucordyceps*
 - Секция *Racemella*
 - Подсекция *Sparsae*
 - Подсекция *Confertae*
 - Подсекция *Pseudoimmesae*
 - Секция *Cystocarpus*
 - Группа *Entomogenae*
 - Группа *Mycogenae*
 - Подсекция *Laterales*
 - Подсекция *Entomorrhizae*
 - Секция *Cremastocarpus*
 - Подсекция *Carnosae*
 - Подсекция *Marasmioidae*
- Подрод *Neocordyceps*

Moureau, 1949

- Подрод *Torruhiella*
- Подрод *Eucordyceps*
- Подрод *Ophiocordyceps*

Mains, 1958

- Подрод *Racemella*
- Подрод *Cordyceps*
 - Секция *Hemicordyceps*
 - Секция *Cordyceps*
 - Секция *Cremastocarpus*
 - Подсекция *Mycogenae*
 - Подсекция *Entomogenae*
 - Секция *Cystocordyceps*
- Подрод *Cryptocordyceps*
- Подрод *Ophiocordyceps*

Коваль, 1974а; 1977

- Подрод *Ophiocordyceps* Petch
 - Секция *Seminectriata* Koval.
 - Секция *Semiclavicipitata* Koval.
- Подрод *Cordyceps* Y. Kobayasi
 - Секция *Racemella* (Ces.) Sacc.
 - Секция *Superficiata* Koval
 - Секция *Militariata* Koval
 - Подсекция *Cordylia* Tul.
 - Секция *Curvata* Koval
- Подрод *Fusicordyceps* Koval
 - Секция *Clavulata* Koval
 - Секция *Sphaero-ovata* Koval.
- Подрод *Neocordyceps* (Kobayasi) Koval

Анализируя материал, собранный в Бельгийском Конго, Ж. Моро предложил свой вариант системы рода *Cordyceps*. Он разделил его на три подрода, исходя из разных критериев: для *Torruhiella* учитывался признак организации строны, для подрода *Ophiocordyceps* — деление аскоспор на клетки (Moureau, 1949).

При пересмотре классификации семейства Clavicipitaceae В. Дил предложил свою систему рода, разделяя его также на три подрода, но считал главным критерием строение строма (Diehl, 1950).

В одной из последних работ Е. Мейнс (Mains, 1958) предлагает выделить четыре подрода, а также секции и подсекции для наиболее многочисленного подрода, снова усложняя, таким образом, более простые классификации, предложенные его предшественниками. В основу выделения подродов положено строение асок, секций — строение перитециев, подсекций — приуроченность к субстрату. Эта классификация не такая громоздкая, как предложенная Й. Кобаяши, однако, к сожалению, она пригодна при определении лишь тех видов, которые приводятся ее автором для Северной Америки. Ряд видов, имеющих у нас в стране, по этой системе можно отнести одновременно к различным подродам и секциям, поэтому мы вынуждены критически отнестись к существующим классификациям и предложить новую, наиболее отвечающую нашим представлениям о роде *Cordyceps*.

Род *Balansia* также неоднократно пересматривали и перемещали, но поскольку у нас в стране известно только два его вида, мы считаем возможным рассматривать его согласно В. Дилу (Diehl, 1950). Он разделяет род на два подрода — *Eubalansia* и *Dothichloe*; виды, обнаруженные в СССР, относятся к первому (Коваль, 1970). Остальные роды клавиципитальных грибов, обнаруженные в СССР, не разделяются на более низкие ранги.

По-видимому, с накоплением фактических данных по онтогенезу, цитоморфологии, физиологии и биохимии клавиципитальных грибов взгляды на классификацию их значительно уточнятся и изменятся. Мы старались обобщить все сведения, имеющиеся в доступной литературе и отразить современные трактовки этого порядка.

МОРФОЛОГИЯ, ЦИКЛЫ РАЗВИТИЯ, СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ, ФИЗИОЛОГО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Клавиципитальные грибы отличаются от других пиреномицетов комплексом характерных признаков и прежде всего структурой репродуктивных органов. Поскольку тщательному исследованию подвергались лишь некоторые виды и обобщения могут быть не всегда достоверны, мы приводим конкретные данные для отдельных таксонов.

Основные морфологические структуры клавиципитальных грибов состоят из различных тканей, образованных сплетением гиф, сильно варьирующих по размерам, окраске, наличию перегородок и форме клеток, строению оболочек и т. д.

Структура строма. Форма, цвет, консистенция и строение строма настолько типичны для рангов семейства, рода и вида, что могут быть использованы как дополнительные критерии при идентификации. Более примитивные строма состоят из однородных рыхлых гиф, обычно светлоокрашенных, многоядерных, гладких, реже шероховатых, простых или разветвленных, 5—8 мкм толщиной, с более или менее выраженными оболочками. Состав оболочек гиф

исследован только у *Cordyceps militaris* (Vaziri-Tehrani, 1980). В оболочках обнаружены аминокислоты, молярная доля которых к общему количеству составляет: изолейцина 0,65, лейцина — 1,12, лицина — 0,95, пролина — 1,44 %.

Более высокоорганизованные стромы представлены неоднородными тканями. Обычно различают срединную часть, состоящую из плотного пучка тесно расположенных параллельных бесцветных гиф, часто густосептированных. Далее следует слой переплетающихся гиф, иногда окрашенных, с различным количеством перегородок и внутриклеточных включений; в этом слое формируются перитеции. У наиболее сложно организованных представителей, например многих кордицепсов, имеется еще уплотненный тонкий слой в виде корки, служащий, очевидно, для сохранения водного баланса. В этом слое часто имеются различные выросты гиф, свободные окончания которых создают опушенность.

У многих представителей клавиципитальных грибов плодущая часть стромы четко дифференцирована и отличается от стерильной ножки структурной ткани, которая обычно бывает однородной и состоит из более тонких гиф с плохо заметными перегородками. Наиболее подробно строение и формирование стром исследовано у *Cl. rugithea* (Hudley, 1968).

Перитеции. Строение перитеция у клавиципитальных грибов явилось краеугольным камнем многих дискуссий. Современные данные позволяют утверждать, что перитеции у представителей этого порядка имеют специфическое строение (Luttrell, Bacon, 1977), характеризующееся особым расположением асков в базальной части перитециев и парафиз в латеральной.

Перитеции обычно характеризуются различной степенью погруженности, формы и наклона по отношению к строме. Размеры перитециев значительно варьируют по высоте — от 100 до 1000 мкм.

Аски и аскоспоры. Для всех клавиципитальных грибов характерно разнообразие форм асков, но наиболее типичны аски длинные, узкие, цилиндрические. Не менее типично и строение апикального аппарата аски. Для обозначения верхушек асков в русской литературе укоренился термин «головка» («head», «capitula» — в иностранной). На самом деле это примитивное название не отражает всей сложности и оригинальности строения верхушки аски, служащей своеобразной «пробкой», открывающейся при освобождении аскоспор. Этот способ освобождения их аналогичен с таковым у оперкулятных дискомицетов, но если у последних верхушка аски просто «открывается», то у клавиципитальных грибов строение верхушки аски значительно усложнилось: она отделяется перегородкой от содержимого ее и сама не выполнена протоплазмой. Высота ее кажется незначительной по сравнению с длиной аски и не превышает 16 мкм даже при длине асков до 1000 мкм; обычно же достигает 5—10 мкм. Но ширина ее на 1—2 мкм больше ширины аски, что хорошо заметно, так как сами аски не превышают по толщине 10 мкм. При окрашивании реактивом Мельцера и метиленовой синькой удалось установить, что верхушка образуется за счет расширения оболочки аски и отделяется

от нее перегоредкой только после формирования аскоспор (Kobayasi, 1941).

При созревании аски в середине основания ее верхушки образуется выпячивание в виде небольшого канала, который удлиняется по мере поступления в него содержимого аски. Под этим давлением верхушка аски открывается, отделяется от нее, а аскоспоры стремительно выходят. Этот процесс еще очень мало изучен, очевидно, из-за трудности проведения наблюдений, а схематическое изображение его имеется только у Дж. Дингли (Dingley, 1957). Мы наблюдали выход аскоспор у *C. deflectens*, *C. larvarum*, *C. martiales*, *C. nutans*, *C. pruinosus*, *C. sinensis*, *C. ussuriensis* и *C. vorobjovii*. Оказалось, что у тех видов, аскоспоры которых распадаются на отдельные клетки еще внутри аски, верхушка последней отдалается на незначительное расстояние (до 10 мкм) и после выхода аскоспор опять возвращается на прежнее место. Это отмечено для *C. larvarum*, *C. ussuriensis*, *C. pruinosus*. Очевидно, что благодаря этой способности возвращаться на прежнее место, аски у перечисленных видов и многих других всегда с верхушками, даже в том случае, когда они уже оказываются без аскоспор. У видов, аскоспоры которых не распадаются на отдельные клетки, верхушка отходит на более значительное расстояние, чаще всего намного превышающее длину аскоспор, как это мы наблюдали у *C. sinensis*. Обратно она не возвращается и аски не имеют верхушки. У видов, для которых свойственно разделение аскоспор на отдельные клетки уже после освобождения из асок, верхушка отходит на значительное расстояние, но все же не превышающее половины длины аски, а аскоспоры при освобождении выходят не прямо, а в разные стороны, как бы огибая вершину. Особого внимания заслуживает особенность представителей рода *Cordyceps* очень быстро разбрасывать аскоспоры и выталкивать аски из перитеция.

Аски «выскакивают» из перитеция и «проносятся» с такой скоростью, что следить за ними в неограниченном пространстве почти невозможно. Трудно объяснить, как длинные нитевидные аскоспоры могут достигать большой скорости в асках перед тем, как оставить их. Интересно также, что в отличие от сходных родов *Geoglossum* и *Leptosphaeria* у рода *Cordyceps* отсутствует фаза высывания аскоспор из асок и закупоривание при этом выводного отверстия, что можно объяснить очень точной регуляцией созревания аскоспор и обеспечиванием их своевременного освобождения (Ingold, 1971).

У *Epichloe typhina* довольно подробно изучено освобождение аскоспор, которое можно наблюдать невооруженным глазом, особенно с помощью специального приспособления (Ingold, 1947). Этот процесс имеет тенденцию периодичности с минимумом утром и максимумом во второй половине дня. Прослеживается зависимость скорости его от состояния тканей растения-хозяина: в сухое жаркое время освобождение продолжается несколько дней, пока растительные ткани обеспечивают достаточный приток воды, но как только транспирационный поток приостанавливается, прекращается и выход аскоспор.

Не менее интересное явление — способность длинных нитевидных аскоспор распадаться на отдельные клетки. Необходимо отметить, что многоклеточные споры характерны для представителей разных классов, однако биологическая роль перегородок подробно не обсуждалась микологами и используется только как диагностический признак. У грибов рода *Cordyceps* перегородки аскоспор появляются в процессе созревания, каждая из этих клеток после освобождения из аски и распада аскоспоры способна прорасти и выполняет функцию аскоспоры. Цитологические исследования позволили установить, что в каждой клетке, разделенной перегородками, имеются два ядра, сливающиеся при созревании аскоспоры. Поэтому употребляемый в литературе термин «членики аскоспор» нам кажется не совсем удачным, так как под этим подразумеваются отдельные дикариотические клетки. Это свойство характерно только для клавиципетальных грибов и должно рассматриваться с общебиологической точки зрения как одна из черт приспособления к паразитарному способу жизни. Возможно, это прогрессивная черта, обеспечивающая жизнеспособность рода. Множество возникающих при этом вопросов можно было бы решить на основании данных цитологических исследований, однако они пока слишком немногочисленны и осуществлены для следующих видов (цит. по Uecker, 1980): *Cordyceps ophioglossoides* (Lewton-Brain, 1901), *C. capitata* (Maire, 1905), *C. militaris* (Varitchak, 1927), *C. agariciformia* (Jenkins, 1934), *Epichloe typhina* (Dangeard, 1907), *E. cinerea* (Mhaskar, Rao, 1977), *Balansia claviceps* (Ullasa, 1971), *Claviceps purpurea* (Killian, 1914).

Мейоз у представителей *Clavicipitaceae* подобен таковому у пиреномицетов (Uecker, 1980). У *C. ophioglossoides* многочисленные маленькие шаровидные ядра скучиваются в цитоплазме перед тем как расположиться в восьми продольных рядах, соответствующих в дальнейшем восьми аскоспорам, разграничивающимся линиями, появляющимися в цитоплазме. Аскоспоры сначала многоядерные, появляются многочисленные перегородки и образуются отдельные одноядерные клетки. Подобный процесс формирования аскоспор отмечен и для всех остальных перечисленных представителей клавиципетальных грибов. Наиболее интересным моментом можно считать первичную форму аскоспор — яйцевидную или шаровидную, которая затем становится нитевидной, и процесс деления ядер, сопровождающий эти превращения.

Хромосомный состав изучали только у *C. militaris* (Varitchak, 1927), *C. agariciformia* (Jenkins, 1934) и *Epichloe cinerea* (Mhaskar, Rao, 1977), которые характеризовались гаплоидным набором хромосом.

Склеротии. Одним из специфических признаков клавиципетальных грибов является наличие в цикле развития склероциальной стадии. Различают эндосклеротии — у представителей семейства *Cordycipitaceae* и экзосклеротии — у представителей *Clavicipitaceae*.

Размер склеротиев у *Cl. purpurea* колеблется от 0,1 до 5,0 см, масса — 0,5—262,0 мг (Пшедецкая, 1974). Формируются они при обязательном участии растения-хозяина, поскольку сохраняют фор-

му и размеры зерна питающего растения. Это приспособление интересно в эволюционном плане и сродни явлению мимикрии у насекомых. *Cl. purpurea* — строго органотропный паразит, приуроченный только к женским соцветиям. Склероции на верхнем конце часто имеют остаток анаморфы, иногда с элементами завязи. Поверхность склероция иногда растрескивается, что связано с нарушением баланса влаги. Они приспособлены к распространению. Склероции *Brachypodium silvaticum* сохраняют его кроющие чешуйки, нижняя из которых может цепляться за шерсть животных и одежду человека. Склероции *Phragmites communis* и *Calamagrostis arundinaceae* характеризуются малой массой и большой парусностью, вследствие чего легко переносятся ветром. Склероции с водных и болотных злаков, например *Glyceria fluitans*, способны длительное время сохраняться на поверхности воды и переноситься течениями, в то время как склероции с полевых трав лишены такого свойства (Пшедецкая, 1974).

Ткань склероциев у представителей родов *Claviceps* и *Cordyceps* обычно паренхиматозная или прозенхиматозная; у склероциев с водных растений имеется слой специальных воздухоносных клеток.

Стромы образуются при прорастании склероциев. В условиях умеренной климатической зоны склерогции *Cl. purpurea* нуждаются в периоде охлаждения до минусовых температур в течение определенного времени (Mitchell, Cooke, 1968a). Наибольшую часть запасных веществ у них составляют липиды (31—52 % воздушно-сухой массы), которые начинают использоваться при прорастании и постепенно расходуются на формирование определенных репродуктивных структур стром (Mitchell, Cooke, 1968). Полностью жиры исчезают в склероциях при созревании и освобождении аскоспор. Низкие температуры значительно изменяют физиологию *Cl. purpurea* в склероциальной стадии. Прорастание склероциев начинается спустя 15 сут после охлаждения; на 20—23-е сутки наблюдали формирование одной стромы, на 35—40-е стромы образовывались в большом количестве и очень быстро созревали. Перед прорастанием и в период его характерно повышение уровня дыхания и потребности во влаге. Трансформация и утилизация резервных жиров пропорциональны и согласуются с дыхательными процессами. Ферменты, гидролизующие жиры, мобилизуются именно в данный период. Механизм этого процесса еще окончательно не ясен, но не вызывает сомнения связь между превращением жиров в образованием маннитола.

В лаборатории прорастание склероциев наблюдали при следующих условиях: склерогции *Cl. purpurea* с различных растений хранились до января при комнатной температуре и средней влажности. Затем в течение суток замачивали в дистиллированной воде, после извлечения из которой насухо протирали, помещали в песок на поверхность цветочного горшка и переносили в неотопливаемый вегетационный домик на 8 нед, где поддерживалась влажность с помощью специального устройства. Освещение обеспечивалось 16 ч в сутки лампами дневного света мощностью 5000 лк. После этого склерогции переносили в комнатные условия и вскоре наблюдали формирование стром (Loveless, Petch, 1974).

Удалось проследить прорастание склероциев и у *Cl. paspali* (Карпова-Бенуа, 1955). Сначала для опыта были взяты склероции, хранящиеся более года в комнатных условиях и перед посевом не подвергнутые физиологическому созреванию. Оказалось, что они как в стерильном песке, так и на агаризованной среде Чапека не прорастают, а очень быстро покрываются налетом паразитирующего на них гриба *Fusarium avenaceum*. Поэтому для следующего опыта были взяты свежие склероции. Собирали их вместе с колосками, которые сразу же укладывали в пакеты из фильтровальной бумаги. Эти пакеты вместе со склероциями хорошо просушивали на солнце. Через месяц после сбора склероции ставили на физиологическое созревание. Для этого их как в осыпавшемся виде, так и вместе с колосками раскладывали в цветочные горшки с песчаной почвой, слегка прикрывали мхом и выставляли на почву в саду. Первую партию горшков возвращали в помещение спустя почти 2 мес, в начале декабря. За этот период самая низкая температура воздуха была — 10—12° С и держалась только 2 сут. Снеговой покров отсутствовал, а самая низкая температура на поверхности почвы была — 8° С. С момента внесения в помещение склероции увлажняли и содержали при температуре 10—20° С. Несмотря на это они не прорастали до весны. Первые головки асковой стадии появились 19 мая. Самое обильное прорастание (до 80 %) отмечалось во второй половине июня и растянулось почти на 3 мес — до 20 августа. Вторая и третья партии горшков со склероциями были внесены в помещение после длительного пребывания при низких температурах и склероции оказались нежизнеспособными. Помимо этого, часть склероциев сразу же после сбора и просушивания помещали в марлю и подвешивали к ветвям куста на высоте $\frac{3}{4}$ м от земли. В середине мая их высевали в горшки с влажным песком и оставляли в равных условиях с другими опытными посевами. Первые стромы появились в них почти через месяц; прорастание было очень недружное — всего 10 %. Все эти опыты показали большую чувствительность гриба к пониженной температуре. Особенно губительно действуют на него низкие температуры при условии высокой влажности почвы. Склероции, набухшие в осенний дождливый период, механически разрывались кристалликами льда, образующимися внутри грибной ткани, а весной эти трещинки являлись воротами инфекции для многочисленных факультативных сапрофитов и паразитов. Кроме того, вследствие низких температур почвы происходила, очевидно, также необратимая реакция протоплазматического содержимого клеток внутренней ткани склероция, отчего они становились нежизнеспособными. Склероции, перезимовавшие на колосках в воздушной среде, частично сохранили жизнеспособность, поскольку были суше. Снижение температуры почвы до — 8° С не влияет губительно на склероции и при высокой ее влажности. Высокий процент прорастания склероциев в этих условиях свидетельствовал о наибольшем соответствии их естественной зимовке гриба в субтропическом климате. Между тем ясно, что гриб совершенно не приспособлен к суровым условиям зимы умеренной зоны. Возможно поэтому мы не наблюдали поражения

этим видом проса, тогда как, по данным американских исследователей, *Cl. paspali* может паразитировать на различных видах этой культуры — *Panicum miliaceum*, *P. maximum*, *P. prostratum* и др. (Карпова-Бенуа, 1955).

Циклы развития. Лучше всего циклы развития прослежены у *Cl. purpurea* и *Balansia claviceps*. Особенно интересны данные по проникновению *Cl. purpurea* в завязь, полученные электронно-микроскопическим методом (Shaw, Mantle, 1980). Гифы образуются из прорастающих конидий на 3-и сутки и постепенно внедряются в завязь. Первичная инфекция сосредоточивается в стигме. Интересно, что гриб при этом продуцирует пектолитические ферменты, обнаруживаемые как в его конидиях, так и в тканях хозяина.

Конидии и склеротии создают физический контакт между хозяином и грибом. Это сопровождается выделением сахаристой жидкости, именуемой «медвяная роса», которая представляет собой экссудат сока флоэмы питающего растения. Цикл развития кордицепсов так же, как и клавицепсов, состоит в чередовании анаморфы, телеоморфы и склероциальной стадии.

Для кордицепсов характерно наличие анаморф, относящихся к разным родам дейтеромицетов: *Akanthomyces*, *Cephalosporium*, *Gibbellula*, *Hirsutella*, *Hymenostilbe*, *Paecilomyces*, *Sporotrichum*, *Stilbella* и т. п. В таксономическом аспекте интересна их неспецифичность — многие виды этих родов не имеют телеоморф, а некоторые связаны с другими родами. В морфолого-физиологическом аспекте интересны особенности формирования и чередования функционирования телеоморф и анаморф. Для большинства видов, имеющих анаморфы, характерно (вслед за их возникновением) формирование типичных для рода стром с перитециями. Однако у некоторых видов, например *S. putans*, сразу формируется типичная строма, однако на ней сначала появляются обильные конидиальные спороношения, а затем она функционирует, как и у всех других видов. По-видимому, это — прогрессивная черта, направленная на максимальное распространение вида, и на нее необходимо обращать внимание при решении филогенетических проблем кордицепсов.

Специализация. Клавиципитальные грибы являются фито- или энтомопатогенами. Представители семейства *Clavicipitaceae* — органотропные паразиты однодольных, *Cordycipitaceae* — паразиты насекомых, паукообразных и грибов. Они обнаружены на представителях отрядов *Diptera*, *Lepidoptera*, *Hemiptera*, *Coleoptera*, *Homoptera* (класс *Insecta*) и *Araneinae* (класс *Arachnoidea*). Чаше встречаются на различных чешуекрылых, цикадовых и жуках, стадии развития которых проходят в почве.

Патогенность кордицепсов длительное время ставилась под сомнение и была достоверно доказана сравнительно недавно (Latge, Vey, 1974). В лабораторных условиях заражались модельные насекомые *Bombux mori* и *Galleria melonella* (личинки и коконы). Гистологический анализ показал, что проникновение гриба в полость тела вызывает защитную реакцию насекомого; вокруг конидий в прилегающих слоях группируются гемоциты. Конидии прорастают и гифы

пересекают этот слой гемоцитов, атакуют жировые тельца и мышцы, образуют гифенные тельца (бластоспоры), которые рассеиваются в полости. Смерть является результатом выделения токсинов. После гибели насекомого гифы пронизывают ткани хозяина сапрофитно и мумифицируют его. Пероральное инфицирование было всегда отрицательным, тогда как интрагемоцеллюлярное и интегументальное осуществлялись довольно легко и положительно. Очевидно, подобным образом происходит патогенез и у других аидов кордицепсов. Особенно интересны трофические связи их с другими таксонами грибов, особенно родственными. Такие виды, как *C. capitata* и *C. orphioglossoides*, издавна известны как паразиты трюфелей, относящихся к аскомицетам. Еще интереснее паразитизм видов *Cordyceps* на *Claviceps purpurea*, что длительное время ставилось под сомнение (Kobayasi, 1977). Поскольку питающий субстрат, как трюфели, так и спорынья, в естественных условиях уже почти исчезли, то интересно будет понаблюдать за судьбой их паразитов — вымрут они или будут находить новые питательные субстраты.

В настоящее время наиболее прогрессивной оказалась эволюционная линия, обеспечивающая трофические потребности за счет насекомых. Это относится к таким родам, как *Hypocrella*, *Tortrubicella*, *Cordyceps*, численность которых увеличивается за счет открываемых новых видов, а также за счет расширения ареалов. Даже роды с неустойчивой специализацией, такие, как *Bagya*, не оказались эволюционно перспективными, поскольку среди них нет широко распространенных и часто встречаемых видов.

КРИТЕРИИ ТАКСОНОВ РАНГА СЕМЕЙСТВА, РОДА И ВИДА

В настоящее время в микологии нет единого понимания критериев рода и вида, которое бы дало возможность создать обобщающее понятие, применяемое для всех систематических групп грибов. Более того, в разных таксонах виды часто различают по признакам принципиально различного характера. Для рода *Cordyceps* основными критериями разграничения видов обычно считают следующие признаки: размер, цвет и строение стромы, строение и расположение перитециев, строение асков и аскоспор, а также приуроченность к субстрату (Kobayasi, 1944; Moureau 1949, 1961; Mains, 1958). Если рассматривать каждый из этих признаков в отдельности, то можно обнаружить противоречия, так как не все из них постоянны. Поэтому, если считать, что критерием вида может быть совокупность признаков (Головин, 1954), то для грибов из рода *Cordyceps* необходимо остановиться на стабильных и лабильных признаках, характерных как для всего рода в целом, так и для отдельных его видов. Таким стабильными признаками можно считать степень сложности строения и внутренней структуры стромы, расположение перитециев внутри стром, количество аскоспор в аске, способность аскоспор распа-

даться на отдельные клетки различной формы и приуроченность к субстрату.

Такие признаки, как размер, цвет и количество стром, размер, форма, строение стенок и степень погруженности в строму, размер аскоспор (особенно длина), головок аскоспор, отдельных клеток и толщина их оболочки, лабильны и зависят от внешних условий — климатических и микроценологических. Однако каждый из этих признаков для отдельных видов может оказаться постоянным. Так, например, размер стром стабилен для видов, обитающих на мелких насекомых и пауках: у *Cordyceps thaxteri*, *C. clavulata*, *C. langloisii* Ell. et Ev. и *C. dipterigena* строма никогда не превышает 1 см, у *C. larvarum* и *C. heteropoda* У. Kobayasi не бывает менее 10 см. Можно еще выделить группы видов с довольно постоянным размером стром: у *C. unilateralis*, *C. pruinosa*, *C. atrobrunnea* и др. колебания в размерах стромы не превышают нескольких миллиметров, у *C. nikkoensis*, *C. coccinea*, *C. sobolifea* они составляют до 10 см.

Таким же можно считать и цветовой признак. Для одних видов характерна постоянная наследственность пигментации; на основании ее можно было бы выделить группы видов по окраске: светлоокрашенные (почти белые или светло-лимонные) — *C. doassansii*, *C. deflectens*, *C. albida* Pat. et Gilliard, *C. albo-citrinus* и др.; оранжево-красные — преобладающее большинство видов; коричневые, бурые и чернеющие — *C. acicularis*, *C. superficialis*, *C. myrmecophila*, *C. sphaecoscephala* и т. д. В этих группах также можно выделить виды с постоянной, преобладающей однотонной пигментацией, не изменяющейся с возрастом, и такие, у которых при возрастных изменениях окраска изменяется от светлых тонов до темных или переходит совершенно в другую (например, оранжевая в оливковую и т. д.).

Среди представителей этого рода грибов по лабильным признакам, особенно по размерам и окраске стром, можно выделить виды, характеризующиеся значительной политипической емкостью. Некоторые из них практически можно рассматривать как специализированные географические и экологические расы (Горленко, 1975). Данные популяционно-структурного анализа позволяют оценить эврибионтность и этап филогенеза самых распространенных видов. Наиболее ярким примером может быть *C. militaris*, у которого наблюдаются резкие отклонения всех лабильных признаков. К категории видов со сравнительно небольшой политипической емкостью можно отнести *C. washingtonensis*, *C. manshurica*, *C. ruinosa* и *C. norvegica*.

Для грибов рода *Cordyceps* характерен признак приуроченности к субстрату, который может быть определяющим при установлении вида или таксонов более высокого ранга. При классификации рода *Cordyceps* это имеет принципиально важное значение для понимания его объема и возможности разделения видов, строго приуроченных к насекомым или грибам. Некоторые исследователи считали возможным выделять микофильные виды даже в отдельный род *Cordylia* Fr. ex Ficinus, подчеркивая, таким образом, его специализацию. Но поскольку морфологически эти виды принципиально не отличаются от обитающих на насекомых, более оправданным можно считать выде-

ление их в секции (Kobayasi, 1941) или подсекции (Mains, 1958). Признак специализации имеет важное значение как критерий разграничения видов, поражающих строго определенных насекомых. Для грибов рода *Cordyceps* характерно избирательное обитание на представителях одного вида, рода, семейства или порядка, чем можно объяснить их ограниченные ареалы. В некоторых случаях признак приуроченности к субстрату коррелирует с морфологическими особенностями. Так, например, виды, обитающие на представителях *Hymenoptera*, относятся либо к подроду *Orphiocordyceps*, либо к *Fusicordyceps*. Во всяком случае при исследовании такого рода, как *Cordyceps*, признак приуроченности к субстрату имеет важное значение как критерий вида, а также при решении ряда вопросов филогенеза (Коваль, 1974а).

Морфологическое определение вида, основывавшееся на типологической концепции, которое господствовало до середины XX ст., становится сейчас все менее популярным. Однако современные представления, особенно в микологии, все еще во многом опираются на эту концепцию и морфологические отличия являются основными критериями видового ранга для большинства крупных таксонов. При этом исходят прежде всего из технических удобств, стремясь подвести исследуемые индивидуумы к крупно- или маломерным стандартам, игнорируя неравнозначность видов в природе.

При идентификации и описании новых видов исследуемых таксонов клявципитальных грибов мы исходили из концепций о виде В. Л. Комарова и Н. И. Вавилова, считающих вид обособленной сложной подвижной морфолого-физиологической системой, связанной в историческом развитии с определенной средой и ареалом, а также придерживались современной биологической теории вида, основные положения которой освещены в обобщающих работах К. М. Завадского (1968) и Э. Майра (1974).

Концепции Н. И. Вавилова и К. М. Завадского способствовали становлению представления о популяции как об элементарной единице вида, на уровне которой и осуществляется естественный отбор. Поскольку природные популяции морфологически различаются, то обычно основным критерием видового ранга считают морфологические отличия как наиболее заметные. Отсюда следует ошибочный вывод, что всякая природная популяция, морфологически обособленная, может рассматриваться как самостоятельный вид, хотя нельзя отрицать, что между репродуктивной изоляцией и морфологической характеристикой существует взаимосвязь, которую установил еще Ч. Дарвин. Подобное заключение ошибочно потому, что не учитывается главный критерий видового ранга природной популяции — репродуктивная популяция — и основывается оно лишь на морфологических различиях, играющих вторичную роль (Майр, 1971). Популяционная теория находит широкое признание, так как подтверждается многочисленными фактами на уровне таксонов, представляющих различные царства, но способных к быстрому репродуктивному воспроизведению в искусственно регулируемых условиях (Печуркин, 1979).

В отношении грибов необходимы еще глубокие исследования этого вопроса, поскольку для них характерно множество вариантов способов размножения. Трудности разграничения видов возникают вследствие того, что морфологические различия между индивидами одной и той же популяции или между популяциями одного и того же вида бывают более четко выражены, чем различия между родственными видами. Это характерно для видов всех организмов, способных к половому воспроизведению (Майр, 1974). Грибам свойственны и специфические типы индивидуальной изменчивости: полоной диморфизм, плеоморфизм, возрастная изменчивость и т. п., что свидетельствует об огромной внутривидовой вариабельности, приводящей к внутривидовой и популяционной изменчивости. Клавипитальные грибы не являются исключением, так как для них характерны многоформный плеоморфизм и высокая экологическая валентность.

Однако данные по экологии все еще не находят должного применения при решении проблемы возникновения новых видов и не учитываются при характеристике политипической емкости существующих видов (Новожинов, 1983).

В ходе исследований микологи, как и другие специалисты, часто оказываются в затруднительном положении при идентификации экземпляров, обнаруженных на различных территориях, являющихся частями ареала вида. При этом довольно легко зафиксировать изменения формы и размеров морфологических структур, что приводит к разногласиям относительно объема избранного вида.

Изучение географической изменчивости, четко проявляющейся у грибов, особенно затрудняется вследствие способности многих видов к негенетическим модификациям фенотипа. Наиболее важным из всех внутренних факторов, обуславливающих строгую локализацию популяций и приуроченность видов к их специфичным эконишам, представляет собой явление, обычно называемое выбором биотопа (Майр, 1974).

Несомненно, что влияние факторов внешней среды на проявление наследственных и адаптационных особенностей любых организмов, в том числе и грибов, может проявляться только в условиях конкретного биотопа. В таком случае говорят о «жизненной форме» (Алеев, 1980; Самохвалов, 1980). Это понятие определяют так: «жизненная форма — целостная система взаимообусловленных эколого-морфологических адаптаций, определяющая общую конструкцию тела организма в соответствии с конкретным направлением эволюции вида в условиях конкретного биотопа». Жизненная форма относительно стабильна, что мы фиксируем в момент ее наблюдения. В соответствии с этим смена жизненных форм в онтогенезе происходит на дискретной основе, т. е. периоды относительной стабильности общей системы адаптаций организма чередуются с периодами ее скачкообразной качественной перестройки, которая приводит к переходу данного организма из одной жизненной формы в другую. В рамках одной жизненной формы онтогенетическое развитие в каждом конкретном случае, в свою очередь, складывается из отдельных этапов, стадий, фаз и т. д., смена которых не ведет к принципиальной перестройке

общей системы адаптаций организма и не связана с существенным изменением его взаимоотношений со средой. Таким образом, эколого-морфологический тип вида это — совокупность последовательно сменяющихся в онтогенезе жизненных форм, обусловленная филогенетическим развитием вида в условиях конкретного биотопа (Алеев, 1980). Исходя из жизненных форм, можно объяснить возникновение у грибов ряда особенностей, связанных с потерей полового процесса, и изменить взгляды на класс *Deuteromycetes* (Осипян, 1970).

Одной из форм разновидностей межвидовых отношений является паразитизм, чрезвычайно распространенный в природе. Половина всех животных, насекомых и грибов относится к паразитам (Price, 1980). Число паразитирующих видов у позвоночных значительно превышает количество самих позвоночных. Это же можно сказать и в отношении грибных патогенов к насекомым (Коваль, 1974б).

Паразитизм как форма отношений двух организмов, объединяемых в одну систему по какому-нибудь признаку, тесно примыкает к таким формам сожительства, как комменсализм и мутуализм, которые обычно классифицируют одним общим понятием «симбиоз». Последний термин был предложен Де Бари еще в 1879 г. для обозначения всех форм индивидуального сожительства, включая и паразитизм. Многочисленные ревизии этого понятия привели к тому, что его стали применять для обозначения непаразитических форм отношений. Однако в последнее время большинство отечественных и зарубежных исследователей применяют термин «симбиоз» в широком первоначальном смысле, исходя при этом из того, что паразитизм — наиболее распространенная форма симбиоза, а паразиты — весьма разнородная, но процветающая в биологическом отношении группа организмов (Кондримавичус, 1982). Несомненно, что при обсуждении эколого-морфологической концепции вида на примере клавиципительных грибов необходимо учитывать и такое экологическое явление, как паразитизм, возникающее в системе гриб — растение или гриб — насекомое в определенных условиях биотопа.

В. Н. Беклемишев (1970) считает, что паразиты, в том числе фито- и энтомопатогены, играют основную роль в стабилизации экосистемы, которая осуществляется путем регуляции численности популяций, предохраняющей от разрушения нижележащие трофические уровни, и защиты экосистем от вселения чуждых им элементов. Функция регуляции численности намного более значима биологически, поскольку осуществляется постоянно, являясь неременным условием существования экосистемы и продуктов длительной эволюции паразитарных связей. В этом смысле паразиты — инструмент регуляции численности популяции. Совокупность паразитологических данных не противоречит выводу о закреплении в процессе эволюции у хозяев свойств, способствующих существованию их паразитов и не нарушающих определенной гармонии и равновесия в экосистеме (Кеннеди, 1978). Популяция хозяина, лишившаяся паразитов как эффективного механизма регуляции собственной численности, быстро разрушит элементы среды обитания, необходимые для ее существования, и будет обречена на гибель. Это касается прежде всего источников

питания. В связи с этим можно утверждать, что паразитизм — явление, биологически полезное, которое возникло в процессе эволюции как отдельных организмов, составляющих систему паразит — хозяин, так и самих экосистем. Понятие же паразит правомерно применять только в том случае, если можно доказать отрицательное воздействие данного организма на репродуктивно-биологический потенциал хозяина (Price, 1980).

В постоянно действующем в природе естественном отборе основным объектом его проявления есть особь — носитель определенных признаков свойств. Современные эволюционисты попытались теоретически объяснить процесс сохранения признаков, благоприятных для популяций и сообществ в целом, но селективно не выгодных для их отдельных генетических носителей внутри популяции. Этот процесс назвали междемовым, или групповым отбором (Контримавичус, 1982). При этой форме эволюционного процесса должно происходить вымирание популяций или демов, аналогично отбору генотипов внутри популяций. Практически невозможно объяснить возникновение и эволюцию паразитов, не прибегая к концепции группового отбора (Кеннеди, 1978; Грант, 1980; Price, 1980, Контримавичус, 1982).

Мы убеждены, что представить возникновение субстратной специализации клявипицитарных грибов можно только исходя из изложенных выше позиций. Из этого же следует и значимость субстрат-специфичного признака при решении вопросов таксономии (Гиляров, 1983).

У клявипицитарных грибов, относящихся к разным крупным таксонам, прослеживаются различные формы паразитических отношений, формирующихся в процессе эволюции. Это необходимо учитывать и использовать как критерий при характеристике таксонов и построении классификационных схем. В этом плане интересно было бы провести отдельные исследования, результаты которых помогли бы установить условия возникновения системы гриб — хозяин (растение или насекомое) и расшифровать многие неясности, связанные со специализацией некоторых видов грибов, приуроченностью к ареалам растений, насекомых и т. д. (Ковров, Косолапова, 1975).

Микологи, занимающиеся исследованием паразитных грибов, опираясь на филогенетические принципы, считают, что субстратная специализация может быть критерием таксономических рангов разных уровней — порядка, семейства, рода, вида (Наумов, 1939; Купревич, 1940; Хохряков, 1955). Мы разделяем это мнение и считаем возможным использовать специфичность субстрата (насекомое или растение) как критерий при установлении вида. Этот вопрос многократно обсуждался микологами, и сейчас еще нет единичного мнения о правильности составления ключей для определенных таксонов по субстратному признаку. Однако нам кажется, что в случае строгой и узкой специализации этот признак может считаться доминирующим, закрепленным эволюционно при естественном отборе, что теоретически обосновано и отражено в принимаемом нами понятии вида, а также критериях его и других таксонов.

Ярким примером сложности учета субстратспецифичного признака могут быть различные таксоны клавиципитальных грибов. Самым трудным при этом является установление границ таксономического ранга, в которых можно безошибочно пользоваться данным критерием. В ранге критерия на уровне семейств в порядке *Clavicipitales* четко разграничиваются два семейства — *Clavicipitaceae* и *Cordycipitaceae*, объединяющие соответственно фито- и зитомопатогенов.

Несколько сложнее пользоваться этим критерием для разграничения видов, особенно при возможности возникновения популяций с широкой специализацией. Однако здесь необходимо учитывать и родственные связи внутри таксонов питающих растений или насекомых.

Много лет дискутировался вопрос о критериях вида у *Claviceps*. Способность *Cl. purpurea* к поражению растений разных родов одного или близких семейств приводила к значительной путанице в трактовке отдельных популяций на уровне вида. Это было обусловлено субстратспецифичной изменчивостью, возникающей на трофической основе. Экспериментально было доказано, что существует только один вид *Cl. purpurea*, не имеющий специализированных форм (Пшедецкая, 1954; Дабкявичус, 1982). Следовательно, и критерий субстрата следует использовать для внутривидовых таксонов с большой осторожностью и только в комплексе с другими достоверными критериями, как это можно проследить на примере разграничения *Cl. purpurea* и *Cl. paspali*.

ВОЗМОЖНЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ

Эволюцию организмов любых царств пытаются рассматривать как векторный процесс, характеризующийся определенной скоростью и направлением (Гиляров, 1976). Критерии, позволяющие количественно охарактеризовать наблюдаемый эволюционный прогресс, выражающийся в появлении все более сложных и совершенных форм, еще только разрабатываются. Предполагают, что важнейшие из них — данные по энергетическому метаболизму и термодинамике необратимых процессов (Завадский, 1971). Активация генетического аппарата, возникающая при больших физических и экологических нагрузках, в конечном счете приводит к увеличению и изменению всех клеточных структур (Зотин, Кривоуцкий, 1982).

Более детальный анализ морфологического строения кордицепсов позволяет наметить направленность изменения отдельных структур и сгруппировать имеющиеся данные следующим образом:

Строма: отсутствует, перитеции располагаются на войлочном сплетении гиф разной плотности → строма хорошо развита, но не дифференцирована на плодущую часть и стерильную «ножку» → строма дифференцирована на плодущую часть и «ножку» → плодущая часть

незначительная, латеральная, со стерильным кончиком → плодущая часть верхушечная, сплошная, занимает основную площадь стромы.

Перитеции: поверхностные, рассеянные, легко отламываются → поверхностные, скученные, прочно прикрепляющиеся → погруженные, прямые → погруженные, располагающиеся под углом.

Аски: верхушка слабо выражена и выглядит как утолщенный валик → верхушка отчетливо выражена.

Аскоспоры: веретеновидные, не распадаются на отдельные клетки, по 2—4 в аске → нитевидные, не распадаются на отдельные клетки, по 2—8 в аске → нитевидные, распадаются на цилиндрические клетки → распадаются на веретеновидные клетки → распадаются на шаровидные клетки.

Специализация: узкая → широкая.

Наличие конидиальных спороношений: стромы только с асковыми спороношениями, конидиальная стадия отсутствует → конидиальная стадия образуется не на асковых стромах → асковые стромы сначала функционируют как конидиальные.

Нам пока не удалось установить взаимосвязь и зависимость этих признаков при фенотипическом анализе, но их нельзя не учитывать при рассмотрении филогенетических связей как внутри рода, так и близких к нему родов (Коваль, 1977). Мы уверены также, что эти признаки можно принять за основу при разработке современных принципов определения — составлении полиномического ключа, нумерической системы или данных для компьютера.

При сопоставлении основных стабильных признаков, характерных для рода *Cordyceps*, и их возможных направлений развития и усложнения строения можно заключить, что все предлагаемые разными авторами классификационные системы родов построены на основании использования только отдельных признаков, которые не всегда являются достаточным критерием для разграничения подродов и других подчиненных таксонов. Все же, учитывая специфические особенности рода, очевидно, можно считать наиболее вероятной теорию об исходном примитивном типе строения аскоспор веретеновидной формы и не распадающихся на отдельные клетки. Представители рода *Cordyceps* с подобного типа аскоспорами, несомненно, близки к сферическим грибам. У клеток, образующихся при распадении аскоспор, очевидно, более совершенной является шаровидная форма, которая наблюдается у таких широко распространенных родов, как *Aspergillus* и *Penicillium*, характеризующихся значительной экологической валентностью (Koch et al., 1982).

Исходя из этого нам представляется возможным выделять четыре подрода, соответствующих способности аскоспор распадаться на отдельные клетки:

1. *Ophiocordyceps* Petch — аскоспоры веретеновидные или почти веретеновидные, или нитевидные с перегородками, но не распадаются на отдельные клетки (тип *C. sinensis*).

2. *Cordyceps* Kobayasi — аскоспоры нитевидные, распадаются на клетки цилиндрической формы (тип *C. militaris*).

3. *Fusicordyceps* Koval — аскоспоры нитевидные, распадаются на клетки веретеновидной формы (тип *C. sphaecoscephala*).

4. *Neocordyceps* (*Kobayasi*) Koval — аскоспоры распадаются на клетки шаровидной формы (тип *C. larvicola*).

В подроде *Ophiocordyceps* после ревизии вида *C. blattae* и обнаружения у него асок с типичной верхушкой группа *Ecapitatae* упраздняется (*Kobayasi*, 1941). Учитывая эволюционный принцип, нам кажется, что логичнее разделить этот подрод на две секции по принципу строения аскоспоры, так как четко прослеживаются два их типа — веретеновидные и нитевидные: секция *Seminectrieae* Koval (тип *C. gryllotalpae*) и секция *Semiclavicipiteae* Koval (тип *C. stylophora*). Возможно, что некоторые виды с нитевидными аскоспорами были гербаризированы в незрелом состоянии, и если в дальнейшем при повторных сборах будет выявлена способность их аскоспор распадаться на клетки, они займут соответствующее место в другом подроде.

Подрод *Cordyceps* можно разделить на четыре секции:

1. Секция *Racemella* (Ces.) Sacc. — стромы многочисленные, скученные, примитивные, не дифференцированы на плодущую часть и стерильную ножку; перитеции погружены только основанием (тип *C. tuberculata*).

2. Секция *Superficiata* Koval — строма хорошо развита, дифференцирована на плодущую часть и стерильную ножку; перитеции поверхностные, легко отпадающие (тип *C. hokkaidoensis*).

3. Секция *Militariata* Koval — строма дифференцирована на плодущую часть и стерильную ножку; перитеции погружены в строму и выступают лишь при созревании (тип. *C. militaris*). В этой секции выделяется подсекция *Cordylia* Tul. — виды, обитающие на грибах.

4. Секция *Curvata* Koval — ножка особенно четко отделяется от плодущей части структурой ткани и контрастной окраской; перитеции глубоко погружены и располагаются косо, с длинным изогнутым выводным отверстием (тип. *C. nutans*). Подрод *Fusicordyceps* легко разделяется на две секции:

1. Секция *Clavulata* Koval — плодущая часть булабовидная (тип *C. sphaecoscephala*).

2. Секция *Sphaero-ovata* Koval — плодущая часть шаровидная или яйцевидная (тип *C. formicarium*).

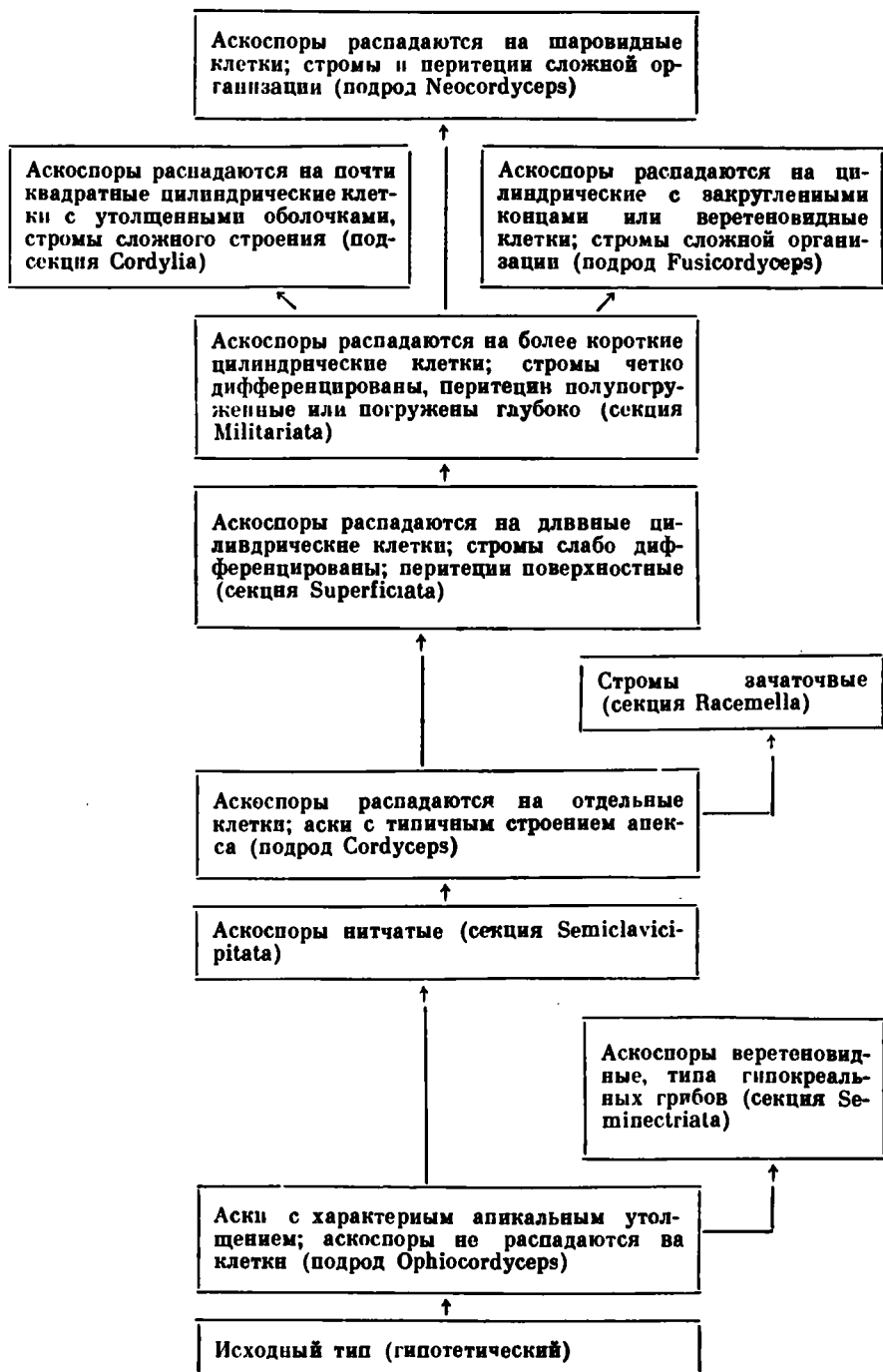
Подрод *Neocordyceps* включает пока только два вида — *C. larvicola* и *C. ussuriensis*, которые сходны по типу строения и не разделяются на секции. При разработке этой классификационной схемы мы старались подчеркнуть и отразить намечающуюся направленность усложнения строения и функционирования стром, асок, аскоспор, т. е. тех репродуктивных структур, которым в настоящее время придают ключевое значение. Принципиальное отличие этой классификации от наиболее разработанной классификации И. Кобаяши, а также от других имеющих систем состоит в том, что мы выделяем подроде исходя из выбранных нами и обоснованных критериев вида и последующих внутривидовых рангов. Следствием этого является

разграничение четырех подродов, а не трех, как у И. Кобаяши, хотя он также исходил из принимаемого нами критерия деления аскоспор на отдельные клетки и форму этих клеток. Кроме того, мы старались также использовать стабильные признаки, которые легко обнаруживаются и удобны при идентификации (Коваль, 1974б). На этом же основании мы предлагаем схему возможных эволюционных внутриродовых связей кордицепсов (см. схему на с. 28).

Обобщение имеющихся данных по известным у нас в стране кордицепсам помогает составить представление не только о морфологических, таксономических и экологических особенностях рода, о направлениях усложнения отдельных структур и возможных эволюционных связей между видами, но и наметить связь его с другими родами в пределах семейства. К семейству Cordycipitaceae относят роды *Barya*, *Podonectria*, *Hypocrella*, *Helminthascus* и *Torrubiella* (Kreisel, 1969). Анализ основных признаков позволил выделить главный из них — строение стромы и, пользуясь им, распределить все известные роды по трем подсемействам. Наиболее примитивным можно считать подсемейство *Torrubiellaceae*, для которого характерно отсутствие сформированных вертикальных стром, представленных зачаточным сплетением мицелия. К нему относятся три рода (*Barya*, *Podonectria* и *Torrubiella*) с четко прослеживающимися чертами усложнения строения перитециев, головок асков и аскоспор (Diehl, 1950).

Мы надеемся, что наше предположение относительно примитивности этого подсемейства по сравнению с другими представителями *Cordycipitaceae* будет поддержано другими исследователями. В настоящее время имеются высказывания об эволюционных связях подрода *Orphiocordyceps* с родом *Podonectria*, доказательством чему служат два новых вида — *P. cicadellidicola* и *P. citrina*, описанные в Японии (Kobayasi, Shimizu, 1977), которые имеют ряд сходных черт.

Необходимо остановиться еще на одном важном признаке, характерном для организации и усложнения структур клавиципитальных грибов, — пигментации. Сам факт образования пигментов у одних организмов при отсутствии их у родственных других «делает пигмент показателем наличия особых черт в физиологии пигментных организмов, по сравнению с беспигментными, подчеркивая этим функциональное значение пигментного аппарата» (Данилов, 1934). Было показано, что *Isaria virescens* (телеоморфа — *S. olivaceus*) содержит особый пигмент люксенин, синтез которого зависит от азотистого питания. Очевидно, именно азотистое питание, характерное для кордицепсов и других родов этого семейства, паразитирующих на насекомых, тесно связано с их пигментацией. Вполне возможно, что для этих грибов свойственна особая хроматическая адаптация. Этот признак стабилен для всего порядка, довольно широко распространенного и характеризующегося рядом прогрессивных черт — усложняющейся структурой стром, перитециев и особенно апекса асков, а также аскоспор, распадающихся на отдельные клетки (Miller, 1949; Luttrell 1955; Arx, 1970; Arx, Müller, 1975; Nannfeldt, 1976; Смицкая, 1981; Томилин, 1981).



У кордицепсов, как и всего порядка, пигментный состав изучен очень слабо. Для *S. militaris* установлено, что пигмент является каротиноидом, близким к кроцину (Friederichsen, Engel, 1958). Показано также, что свет влияет как на долговечность спор, так и на споруляцию гриба на насекомом после его гибели (Clerk, Madelin, 1965). Оранжево-красные спородохии *A. aleurodes* (телеоморфа — *Nuroscella libera*) содержат шесть каротиноидов, среди которых преобладает β -каротин (87 %), однако с возрастом этот состав изменяется (Van Eijk et al., 1979). В связи с тем что и другие представители этого семейства и порядка имеют яркоокрашенные стромы, при исследовании их пигментного состава, по-видимому, будет доказано наличие каротиноидов. Поскольку сейчас учитывают важность критерия пигментации и рассматривают его как дополнительный таксономический признак (Valadon, 1976), следует обратить внимание на эту особенность организации клавипитальных грибов, изучение которой поможет пролить свет на эволюционные связи их с таксонами более высоко ранга, а также, возможно, на их происхождение. Сходство фоторецепторных пигментов (флавины, каротиноиды и т. п.) свидетельствует об общих эволюционных корнях светозависимых процессов у грибов и автотрофов (Феофилова, 1974; Крицкий, 1975).

Мы считаем, что при установлении возможных эволюционных связей клавипитальных грибов существенным критерием является их способность продуцировать алкалоиды. Интересно установление идентичности алкалоидов *Claviceps*, *Balansia* и *Epichloe*, что, несомненно, доказывает общность их путей метаболизма, сложившихся в процессе эволюции (Porter, Bacon, Robbins, 1979). Этот критерий — одно из убедительных доказательств разделения семейств *Clavicipitaceae* и *Cordycipitaceae*.

Накопление подобных фактов поможет выяснить и более глубокие эволюционные связи клавипитальных грибов с другими таксонами. Уже сейчас обращает на себя внимание возможность общности гипотетических подобных форм, обладающих такими сходными признаками, как форма аскоспор, наличие специфического пигмента и характерных метаболитов. Одной из возможных версий происхождения клавипитальных грибов является их общность с *Aspergillaceae* (Gaumann, 1954). Доказательством этой гипотезы можно считать наличие аргоалкалоидов у некоторых аспергиллов и пенициллиев (Spillsbury, Wilkinson, 1961), шаровидную форму аскоспор в эмбрио- и онтогенезе ряда видов клавипитальных грибов (Uecker, 1980), а также наличие каротиноидов (Font, 1968; Van Eijk, 1979).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ

При географическом анализе флоры грибов микологи обычно пользуются теми же понятиями, что и ботаники, так как специальная классификация микроареалов еще не разработана (Азбукина, 1974; Келамээс, 1974). Основной единицей обычно считают географический элемент, а в пределах его выделяют тип ареала (Толмачев, 1974).

Однако провести подобный анализ для видов клавиципитальных грибов оказалось непросто, поскольку в большинстве случаев необходимые сведения отсутствуют. В связи с этим мы вынуждены были учитывать данные по распространению клавиципитальных грибов методом обобщения, но относить местонахождение не к флористической области, а к географическому административному положению.

Наиболее распространенные фитопатогенные клавиципитальные грибы — виды *Claviceps* и *Erichloe* — можно считать космополитами. В СССР они отмечены во всех флористических зонах, где произрастают их хозяева — питающие растения. Виды *Balansia* распространены в Южной и Северной Америке (Diehl, 1950), в СССР они известны только в Уссурийской флористической области (Коваль, 1970). Трудно делать достоверные выводы о естественных ареалах видов *Torguibiella* и *Hypocrellia*, поскольку большинство из них интродуцированы (Евлахова, 1974).

Представители *Podonectria* и *Helminthascus* обнаружены пока лишь на очень ограниченных территориях. Виды *Podonectria* характеризуются разорванным европейско-американо-восточноазиатским ареалом, а монотипный род *Helminthascus* можно характеризовать как неозидем (Коваль, 1974).

Ареалогическую характеристику обнаруженных в СССР видов кордицепсов довольно трудно составить, так как необходимые данные об их зональном и региональном распространении отсутствуют. Слабая изученность этой группы грибов не исключение, такое же положение характерно для большинства таксонов различного ранга, кроме некоторых базидиальных и мучнисторосяных. Поскольку кордицепсы во флористическом отношении изучены гораздо слабее, чем другие грибы, не только на территории СССР, но и в других странах, то полученные нами данные носят предварительный характер. Однако даже такое первоначальное обобщение имеющихся сведений об ареалах кордицепсов дает представление о генезисе и миграции отдельных их видов.

При ареалогическом анализе кордицепсов придерживались широко применяемого термина В. Вангерина «тип ареала» (Азбукина, 1974). Выделяя тип ареала, считали наиболее объективным критерием современное распространение вида, а при классификации типов ареалов старались объединить в отдельные группы виды со сходными региональными чертами.

Имеющиеся в литературе данные о распространении кордицепсов сведены в виде таблицы, в которой страны сгруппированы по четырем флористическим зонам мира (голарктическая, палеотропическая, Центральная и Южная Америка, австралийская) и против каждого вида отмечено его распространение в определенной стране (Кобаяси, 1941). Однако выводы не сделаны, ареалогический анализ не проведен и, видимо, возложен на последующих исследователей (Коваль, 1977).

Представители рода *Cordyceps* в Приморье обычно распространены во влажных долинных широколиственных лесах или в смешанных

типах лесов, гораздо реже встречаются в хвойных, особенно произрастающих выше 800 м н. у. м. При проведении стационарных исследований на сопке Хуалаза (Шкотовский р-н, Приморский край) в зоне хвойно-широколиственных лесов (1000—1200 м н. у. м.) были обнаружены *C. militaris*, *C. crinalis*, *C. flavobrunnescens*, *C. takaomontana*, *C. chualasae*, *C. vorobjovii* (Коваль, Назарова, 1970).

В результате ареалогического анализа видов кордицепсов, известных на территории нашей страны, выделено 22 типа ареала.

По типам ареалов известные в СССР виды кордицепсов распределяются так:

1. Восточноазиатский тип ареала — у 19 видов: *C. sinensis*, *C. hokkaidoensis*, *C. unilateralis* var. *clavatus*, *C. albo-citrinus*, *C. arachneicola*, *C. kobayasii*, *C. laoroixii*, *C. manshurica*, *C. neo-volkiana*, *C. nikkoensis*, *C. owariensis*, *C. pentatomi*, *C. tricentrus*, *C. atropuncta*, *C. evdodgeorgiae*, *C. formicarum*, *C. ussuriensis*, *C. chualasae*, *C. vorobjovii*.

2. Восточноазиатско-североамериканский — у 11 видов: *C. acicularis*, *C. gryllotalpae*, *C. paludosa*, *C. stylophora*, *C. washingtonensis*, *C. thaxteri*, *C. elongata*, *C. erotyli*, *C. gracilioides*, *C. sphecocephala*, *C. crinalis*.

3. Восточноазиатско-американский — у 2 видов: *C. martialis* и *C. polyarthra*.

4. Восточноазиатско-австралийский — у 1 вида — *C. larvarum*.

5. Восточноазиатско-юго-восточноазиатский — у 1 вида — *C. blattae*.

6. Восточноазиатско-африканский — у 4 видов: *C. deflectens*, *C. miniata*, *C. pseudoinsignis*, *C. takaomontana*.

7. Восточноазиатско-юго-восточноазиатско-американский — у 1 вида — *C. melolonthae*.

8. Восточноазиатско-североамерикано-африканский — у 1 вида — *C. crinalis*.

9. Восточноазиатско-юго-восточноазиатско-африканский — у 2 видов: *C. atrobrunnea*, *C. pruinosa*.

10. Восточноазиатско-юго-восточноазиатско-южноамериканский — у 1 вида — *C. sobolifera*.

11. Восточноазиатско-австрало-африканский — у 1 вида — *C. taylogi*.

12. Восточноазиатско-юго-восточноазиатско-американо-африканский — у 4 видов: *C. unilaterales*, *C. tuberculata*, *C. corallomyces*, *C. dipterigena*.

13. Восточноазиатско-южноамерикано-африканский — у 1 вида — *C. nutans*.

14. Европейский — у 1 вида — *C. ditmari*.

15. Европейско-африканский — у 1 вида — *C. larvicola*.

16. Европейско-североамериканский — у 2 видов — *C. clavulata*, *C. superficialis*.

17. Европейско-восточноазиатско-африканский — у 1 вида — *C. variegata*.

18. Европейско-восточноазиатский — у 2 видов: *C. militaris* var. *sphaerocephala*, *C. coccinea*.

19. Европейско-восточноазиатско-американский — у 1 вида — *C. myrmecophila*.
20. Европейско-восточноазиатско-североамериканский — у 1 вида — *C. doassansii*.
21. Европейско-восточноазиатско-североамерикано-африканский — у 2 видов: *C. entomorrhiza*, *C. variabilis*.
22. Космополитный — у 2 видов: *C. militaris*, *C. gracilis*.

Как видно из приведенных данных, кордицепсы, обнаруженные на территории СССР, имеют очень интересные ареалы. Преобладают восточноазиатский, восточноазиатско-североамериканский, восточноазиатско-африканский и юговосточный типы ареалов в различных вариантах. Сравнительно небольшое количество видов имеет европейский тип ареала.

Восточноазиатский тип включает большую группу японо-маньчжурских видов, что отражает существование в прошлом связи между ними. Современное распространение большинства видов этой группы прерывисто. Это касается и группы японо-китайских видов. Неморальная флора в основном очень древняя (Толмачев, 1974). Для нее характерен комплекс архаичных родов, ареалы которых ограничиваются Северной Америкой и Восточной Азией, т. е. находятся в областях древних флор. В этом плане кордицепсы не исключение и ареалы ряда видов могут быть классическим подтверждением этого. Значительный интерес представляет обнаружение *C. blattae*, хозяином которого является эндемичный реликтовый вид лесного таракана. По сравнению с другими кордицепсами, этот вид характеризуется также определенной примитивностью.

Наличие значительного количества североамериканских видов отражает древние связи этих регионов. Сравнительно большое число видов кордицепсов с африканским ареалом объяснить труднее. Эту особенность отмечали, но также не объясняли и предыдущие исследователи (Mains, 1958; Kobayasi, 1977). Несколько смущает и то, что для наиболее исследованной дальневосточной урединофлоры отмечены восточноазиатские и североамериканские типы ареалов, реже юго-восточноазиатские и совершенно отсутствуют африканские (Азбукина, 1974).

В дальневосточной флоре кордицепсов отмечено значительное и все увеличивающееся количество неозндемов. Поскольку в Японии за последние 10 лет описано 24 новых вида (Kobayasi, 1971—1981), очевидно, что и в Советском Приморье еще будут выявлены новые виды кордицепсов. *C. pentatomi* и *C. ussuriensis* обнаружены недавно в Японии. Несомненно, что в дальнейшем при значительном пополнении сведений о распространении кордицепсов можно будет делать выводы о центрах возникновения и формирования их и близких к ним родов клавиципитальных грибов.

Мы попытались применить метод таксономического анализа (Толмачев, 1974; Шмидт, Баранова, 1975; Миркин, Розенберг, 1978) для сравнения видового состава кордицепсов Дальнего Востока (по нашим работам) с микофлорой Северной Америки (Seaver, 1911; Mains,

1934—1959), Китая (Teng, 1939), Японии (Kobayasi, 1941—1981), а также Конго (Mougeau, 1949, 1962). Наибольшее количество общих видов отмечено в Японии, наименьшее — в Китае, в остальных странах оно находится примерно на одном уровне и ни в одном случае не достигает 50 % (табл. 1).

В этом плане интересно сравнение флор кордицепсов Курильских островов и Японии. Подобный анализ пока невозможен, поскольку наши сборы скудны, а в доступной нам литературе соответствующие данные обнаружить не удалось. На южном острове Кунашир выделены *C. militaris* и *C. tuberculata* (космополиты), *C. martiales* и *C. washingtonensis* (восточноазиатско-североамериканские виды), *C. sobolifera* (восточноазиатско-южноамериканский), *C. unilateralis* (европейско-восточноазиатско-африканский), а на северном острове Итуруп удалось обнаружить только один вид — *C. polyarthra* (северо-южноамериканский), который в Восточной Азии был неизвестен (Коваль, 1960). К сожалению, сборы проводились в конце вегетационного сезона (сентябрь — октябрь), когда наступают неблагоприятные условия для развития кордицепсов. Все же, исходя из этих обстоятельств, можно предполагать значительное количество кордицепсов в микофлоре Курильских островов, особенно южных.

При сравнении отдельных микофлор одним из существенных показателей считается систематическая структура (Толмачев, 1974). Для этого выделяют ведущие таксоны ранга рода и вида и проводят сравнение. К сожалению, данные о доминирующих видах кордицепсов в тех странах, где проведена их инвентаризация, отсутствуют. Для Приморья можно выделить 6 преобладающих видов: *C. deflectens*, *C. martiales*, *C. nutans*, *C. pentatomi*, *C. pruinosa*, *C. takaomontana*, которые могут быть индикаторными при структурно-сравнительном анализе.

Исходя из критерия частоты встречаемости, можно выделить другую группу видов, которые не преобладают, однако отмечаются довольно часто: *C. albo-citrinus*, *C. corallomyces*, *C. flavo-brunnescens*, *C. doassansii*, *C. myrmecophyla*, *C. owariensis*, *C. pentatomi*, *C. pruinosa* — всего 8 видов. Редкими можно считать *C. acicularis*, *C. blattae*, *C. stylophora*, *C. washingtonensis*, *C. hokkaidoensis*, *C. thaxteri*, *C. atrobrunnea*, *C. erotyli*, *C. neo-volkiana*, *C. pseudoinsignis* — 10 видов.

Однако достоверно отобразить все варианты многообразия встречаемости кордицепсов в природе невозможно. Например, нельзя сказать, как часто встречается *C. sinensis*. Этот вид всегда обнаруживается в больших количествах, но только очагово, без строгой ежегодной локализации. В Приморском крае мы отмечали его лишь в юго-западной части заповедника «Кедровая падь», где, возможно, проходит

Таблица 1. Количество видов кордицепсов, общих для микофлоры СССР и некоторых других стран, %

Страна	Известные виды	Общие виды с СССР
СССР	63	—
Китай	21	20,6
Япония	77	38,0
Северная Америка, а также Конго	41	34,9
	42	30,2

граница его ареала на материковой части Дальнего Востока, поскольку на юго-востоке он известен еще и в Японии (о-ва Хонсю и Хоккайдо). Это объясняется, вероятно, тем, что частота встречаемости, как и формирование ареалов видов, у кордицепсов обусловлены избирательной способностью поражать насекомых только определенного вида или рода, т. е. зависит от массовости популяций и ареалов соответствующих насекомых-хозяев. К сожалению, такой анализ очень трудно проводить, поскольку пораженные грибами особи насекомых бывают настолько разрушены, что с большим трудом можно установить принадлежность их даже к определенному порядку.

Возможность поражать насекомых, относящихся к разным родам и порядкам, приводит к значительному расширению ареала гриба, как это легко проследить на примере *C. militaris* и *C. tuberculata*. Однако интересно, что многие азиатские виды кордицепсов не распространены на западе, хотя там имеются виды насекомых, близкие к дальневосточным, и, наоборот, в Приморском крае отсутствуют такие виды, как *C. clavulata*, или крайне редко встречаются виды, известные в Европе, в частности *C. ditmari*. Такая же закономерность отмечена и для ржавчинных грибов (Азбукина, 1974).

Мы не останавливаемся на распространении кордицепсов в конидиальных стадиях (анаморфах), которые у них отличаются многообразием, поскольку во многих случаях данные о них носят дискуссионный характер.

КУЛЬТИВИРОВАНИЕ

Наиболее известный представитель клавиципитальных грибов *Cl. purpurea* может быть прекрасным примером настойчивого проникновения человека в тайны природы и овладения ими. На протяжении многих столетий спорынья являлась бичом сельского хозяйства и вряд ли можно было предположить, что удастся не только ликвидировать этого опасного врага, но и научиться использовать его. Сейчас *Cl. purpurea* широко культивируется различными способами.

Выделяется гриб из телеоморфы, анаморфы и склероциев (Пшедецкая, 1973). Для этого можно применять агаризованные и жидкие среды. Лучшими агаризованными средами (в зависимости от штамма) считают ржаной, картофельный, солодовый и сахарозо-аспарагиновый агар. Хуже растут и выделяются штаммы *Cl. purpurea* на агаризованной среде Чапека.

При культивировании гриба из моноспоровой аскоспоры применяют синтетическую среду следующего состава (г): KH_2PO_4 — 1,25, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,625, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ — 1, мальтоза — 20, агар — 20, дистиллированной воды — до 1 л (Mitchell, Cooke, 1968). Для получения алкалоидов используют глубинное культивирование. При этом готовят жидкие среды, содержащие (г/л): сорбитол — 50, сукциновую кислоту — 36, K_2HPO_4 — 2, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,001; pH — 6 (доводят до заданной величины добавлением NH_4OH). Выращивание

проводят в колбах Эрленмейера на 300 мл, в которые помещают 60 мл среды. Температура культивирования $24 \pm 1^\circ\text{C}$; скорость качалки 240 об/мин. Лучше использовать инокулом 5-дневного возраста, выращенный на этой же среде, но с добавлением 4,5 % малы-экстракта (Rehazsek, Kozova, 1975). Влияние источника азота при оптимизации среды установить не удалось, так как оно проявлялось на уровне штаммовой разницы (Птедецкая, 1973).

Физиология продуцентов алкалоидов изучена еще недостаточно, хотя метаболические пути, приводящие к синтезу этих веществ, исследованы подробно. При глубинном культивировании штаммы *Cl. purpurea* очень полиморфны: образуются конидии и хламидоспоры, которые трудно дифференцировать и не менее трудно регулировать их образование, поскольку внешне они очень схожи по форме и гранулированной цитоплазме. Максимальное образование алкалоидов отмечено в начальной фазе роста. В процессе их синтеза цитодифференциации предшествует биохимическая дифференциация. Начало стадии образования алкалоидов характеризуется преобладанием хламидоспор в культуре, наличием вегетативных клеток с редуцированной или несколько задержанной пролиферацией, максимумом ацетил-КоА-карбоксилазной активности, максимумом образования жирных кислот, триптофана-пулом и минимумом триптофазной активности. Внутриклеточная рицинолепковая кислота была индикатором при дифференциации культуры между образованием алкалоида и его синтезом. В последующей фазе ферментации, когда клетки имеют индивидуальную способность к развитию, цитодифференциация рассматривается как наиболее чувствительная часть регуляторного механизма образования ферментов. Электронно-микроскопические исследования дают возможность утверждать, что хламидоспоры формируются из терминальных клеток гиф. Для молодых хламидоспор характерна гомогенная невакуолированная цитоплазма с жировыми каплями и жировыми тельцами. Митохондрии не появляются в хламидоспорах перед стадией образования алкалоидов. Специфические органеллы их — плотные тельца, способные к абсорбции внутриклеточных липидов и формированию большого количества фосфолипидных запасных включений. Дальнейшее наблюдения показали, что конидии, образующиеся в культуре, в дальнейшем прорастают (Vorišek et al., 1974). Анализ организации клеток хламидоспор показывает, что ультраструктура их может быть индикатором физиологического состояния культуры при глубинном выращивании. При этом ясно заметна функция липидных телец. Уменьшение жировых капель сопровождается образованием алкалоидов, что рассматривается как основная функция плотных телец и везикул, содержащих фосфолипидные вещества. Интересно также и то, что митохондрии «включаются» в липидные тельца. Этот феномен согласуется с максимумом активности цитратсинтазы — ключевого фермента цикла ТКК.

Процесс биосинтеза алкалоидов у штаммов *Cl. purpurea*, выделенных из пораженных и генетически неповрежденных растений, характеризуется рядом особенностей, которые необходимо учитывать при проведении ферментации (Ржехачек, 1983). Для обеспечения

максимального выхода алкалоидов рекомендуется выполнять следующие условия: выращивать культуру на среде с высоким осмотическим давлением; подбирать состав среды, неблагоприятный для роста, но обеспечивающий высокий уровень синтеза алкалоидов; следить, чтобы степень дифференциации мицелия была на низком уровне; обеспечивать положительную связь между обновлением белков и образованием алкалоидов; добиваться снижения активности цикла Кребса и глиоксалатного цикла; создавать интенсивную конкуренцию между процессами образования жирных кислот и биосинтезом алкалоидов из ацетил-КоА; регулировать интенсивный синтез и разложение триптофана через кипуренин-антраниловую кислоту; алкилирование триптофана должно проходить только в положении 4; способствовать преобладанию в метаболизме триптофана перекрестного пути регуляции триптофан — гистидин; обеспечивать непрерывный контроль над содержанием алкалоидов в течение ферментации.

При попытке проследить образование алкалоидов на клеточном уровне (Keller et al., 1980) обнаружены две группы протопластов — невакуолизированные (20 %) и сильно вакуолизированные (80 %). Только последние, преобладающие, способны к синтезу де novo эрготамина и эргокриптина. Однако активность протопластов вдвое меньше активности контрольного мицелия, который лишь быстрее потребляет меченые предшественники алкалоидов, например фенилаланин. Добавление к протопластам или мицелию *D*-лизергиновой кислоты значительно стимулирует введение лейцина и валина в соответствующие синтезируемые алкалоиды.

Издавна привлекало внимание исследователей и культивирование кордицепсов. Первые удалось получить телеоморфу *Cordyceps porvegica* Olsen Sopp (Seaver, 1911). Питательной средой служил мальц-экстракт с добавлением агара или желатина, смешанных с пептоном, мочевиной, экстрактом из бобов, гороха или сои, вареного мяса или коагулированного молока. Наиболее эффективной оказалась среда с добавлением последнего компонента. Таким образом, были получены склероции, на которых после периода покоя формировались типичные стромы.

Большее внимание было уделено культивированию *C. militaris* (Schanor, 1936; Petch, 1936; Kobayasi, 1941; Müller-Kögler, 1967; Basith, Madelin, 1968). Наиболее простой средой оказался дважды автоклавированный рис (Kobayasi, 1941). Для этой цели 10 г очищенных рисовых зерен помещали в коническую колбу на 100 мл и заливали 25 мл дистиллированной воды. Стерилизовали дробно при 100 °С, перед остыванием несколько раз встряхивали, чтобы не было комков. После остывания производили инокуляцию. Аскоспоры брали из устьиц перитециев созревших стром стерильной иглой. Через месяц содержимое колбы приобретало структуру эндосклероция, а на поверхности его постепенно формировались стромы. Таким же образом были получены стромы *C. takaomontana*, *C. pruinosa* (Kobayasi 1941), *C. vorobjovii* и *C. chualasae* (Коваль, Назарова, 1970). Для *C. manshurica* отмечено прорастание аскоспор, но затем рост прекращался; *C. ussuriensis* легко выделялся, образовывал

обильный белоснежный мицелий, но не спороносил (Коваль, 1974). Однако не всегда удается легко получать стромы с перитециями, что, очевидно, лимитируется штаммовой разницей. Вегетативный рост и анаморфу наблюдать гораздо легче, чем получить функционирующую телеоморфу, для чего иногда требуется культуру гриба пассировать через насекомое (Schanor, 1936; Petch, 1976).

На искусственных средах удалось также выделить *C. tuberculata* (Magan, 1948). Поскольку *C. militaris* стал привлекать исследователей не только как энтомопатоген, но и как продуцент ценных соединений (антибиотика кордицепина и т. п.), это привело к интенсивному введению его в промышленную культуру.

Для глубинного культивирования его предложены следующие варианты сред: 1) Чапека — Докса (г): NaNO_3 — 3, K_2HPO_4 — 1, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,5, KCl — 0,5, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,01, сахароза — 30; 2) Чапека — Докса с добавлением 0,5 % гидролизата казеина и 1 % глюкозы; 3) для повышенной споруляции (г): $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ — 0,56, KH_2PO_4 — 0,144, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,12, глюкоза — 50 (Down et al., 1971).

Наибольшего выхода кордицепина достигали при культивировании гриба таким образом: сначала выращивали инокулюм на агаризованной среде следующего состава (г): глицерол — 7,5, сахарная меласса — 7,5, дрожжевой экстракт — 5, NaCl — 10, $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,005, KH_2PO_4 — 0,006, $\text{Fe}(\text{NH}_4)_2(\text{SO}_4)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — 0,0016, $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ — 0,001, $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ — 0,25, агар — 25, дистиллированная вода — до 1 л; pH среды — 6,4. Культуру помещали в термостат на 7 сут при температуре 27 °C, а потом на 1 мес при 5 °C. При инокуляции конидии смывали дистиллированной стерильной водой с помощью шпателя; фильтровали на вате в стерильных условиях. Ферментацию проводили на комплексных средах (органических и синтетических) с добавлением 2 %-ного пептона, 5 %-ного глицерола или 3 %-ного пептона и 7 %-ного глицерола. Среду стерилизовали дробно при 100 °C в течение 20 мин, а затем при 120 °C 20 мин. Перед стерилизацией pH среды доводили до 7, добавляя NaOH . Выращивание проводили на аппаратах с 180 об/мин в течение 6 сут. Максимальное образование одноклеточных конидий отмечено при плотности посева $8 \cdot 10^6$ кл/мл (Carilli, Racioni, 1977).

Было установлено, что *C. militaris* — диморфный гриб, который при глубинном культивировании имеет дрожжевую фазу (Müller-Kögler, 1967). В глубинной культуре оболочки одноклеточных форм содержали (%): маннозу — 9(6) массы оболочек, глюкозу — 52—60, галактозу — 6, гексозамин — 6, липиды — 8—10, протеин — 8—10. Оболочки одноклеточных конидий содержали больше глюкозы и протеина, но меньше гексозамина и липидов, чем оболочки гиф (Down et al., 1971).

В связи с синтезом сложных соединений у *C. militaris* исследовали деградацию триптофана как необходимого предшественника кордицепина (Hoergott, 1973). Показано, что направление процесса зависит от штамма гриба. У одного штамма триптофан разлагался по пути окисления боковых цепей, и метаболиты этого катаболического

пути зафиксированы. У второго штамма в идентичных условиях триптофан разлагался по пути «механизма Эрлиха». Независимо от этого N-ацетилизирующие реакции отмечены у обоих штаммов, а метаболиты включали *L*- и *D*-изомеры.

У нас в стране разработано культивирование *C. clavulata*, который оказался перспективным для снижения популяций ореховой ложнощитовки (Ибрагимов, 1954). Гриб хорошо растет на синтетической среде Чапека с добавлением вытяжек из тела ложнощитовок, а также на агаризованном рисовом отваре и среде из настоя листьев ореха. Через 5—8 сут формируется анаморфа, а спустя месяц-полтора — функционирующая телеоморфа.

Полученные в последние десятилетия данные о выращивании клавиципитальных грибов открывают широкие возможности по введению их в культуру.

НАРОДНОХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Клавиципитальные грибы по своему значению в народном хозяйстве не могут быть охарактеризованы однозначно. Такие представители их, как *Claviceps purpurea*, *Cl. paspali*, *Epichloe typhina* и близкие виды, являются фитопатогенами, значительно снижающими урожай ценных сельскохозяйственных культур. Среди них имеются возбудители микотоксикозов животных и человека, наносящие непоправимый вред животноводству и уносящие жизни людей. В настоящее время вредоносные клавиципитальные грибы в СССР почти не встречаются, однако в некоторых странах, где не проводятся соответствующие мероприятия по борьбе с этими патогенами, они продолжают наносить ощутимый вред.

Эти же представители клавиципитальных грибов, особенно *Cl. purpurea*, играют и положительную роль. Алкалоиды *Cl. purpurea* применяются в медицине в виде галеновых препаратов с начала XIX ст. Фармакодинамические свойства этих алкалоидов очень специфичны и не установлены для других соединений, получаемых из растений и грибов.

В кристаллическом виде алкалоиды были получены почти 100 лет назад, но химическое строение их выяснено сравнительно недавно. Из *Cl. purpurea* выделено более 40 алкалоидов, основу которых составляет лизергиновая кислота. Их объединяют в три группы фармакологических соединений: 1) вещества общего действия; 2) вещества местного действия; 3) вещества с нейрогормональной активностью.

Эргоалкалоиды и их полусинтетические производные применяются в современной медицине при лечении мигреней и аналогичных мигреням головных болей, во время приступов карциноидного синдрома и некоторых видов ревматизма, гипертонии, а также в аналитической психотерапии для исследования психозов, в гинекологической практике и т. д. (Ржехачек, 1983). С целью получения высокопродуктивных штаммов ведется целенаправленная селекция (Шалагина, Баньковская, 1981; Саркисова и др., 1983).

Энтомопатогенные клавиципитальные грибы играют значительную роль в лесных биогеоценозах и способны снижать численность популяций различных вредных насекомых, в том числе совок, лесных клопов, древесных точильщиков и т. п. В этом аспекте они являются перспективными патогенами для направленного применения, так как в отличие от многих других энтомопатогенов обладают высоким уровнем специфичности.

Не менее важно применение кордицепсов в фармакологическом аспекте. В китайской и тибетской медицине применяется *C. sinensis*, плодовые тела которого высоко ценятся на международном рынке, поскольку настои из них обладают противоастматическим действием (Ибрагимов, Ибрагимова, 1960). Метаболит, выделенный из *C. militaris*, получил название кордицепин (Cunningham et al., 1951). Сейчас уже полностью расшифрована его структура (Bently et al., 1951; Hanessian et al., 1966), исследовано действие на аспитные клетки Эрлиха (Jagger et al., 1961; Overgaard-Hansen, 1964; Klenow, Overgaard-Hansen, 1964) и биосинтез пуриновых соединений у *Bacillus subtilis* (Rottman, Guarino, 1964). Из *C. militaris* выделены нуклеозиды — гомоцитруллиламинаденозин (Kredich, Guarino, 1961) и 3-амино-3-дезоксаденозин (Guarino, Kredich, 1963). Показано, что антибиотик кордицепин ингибирует синтез нуклеиновых кислот у вирусов гриппа (Mahy et al., 1973). Этой способностью объясняют его противоопухолевое действие.

Можно предполагать, что при более тщательном исследовании клавиципитальные грибы найдут еще более широкое применение.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ (СИСТЕМАТИКА)

ПОРЯДОК CLAVICIPITALES NANNFELDT

Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal., 1932, 4, 8(2): 49.

Стромы зачаточные, в виде тонкого слоя уплотненных гиф, образующих ватообразную подслодку (субикулюм, гипоталлюс) или хорошо развиты, распростертые или дифференцированы на плодущую часть и стерильную ножку, прямые или изогнутые, 0,2—30 см выс., одиночные или группами по 2—30. Консистенция стром от мясистой до кожистой и углеобразной, типичная окраска ярко-оранжево-красных тонов, реже — оливковых, коричневых, черных или желтых, серых и белых. Внутренняя структура стром варьирует от простой до сложной. Более примитивные состоят из гифальной ткани одного типа, более совершенные — из осевой части в виде уплотненных гиф, срединной и перидия. Плодущая часть булавовидная, цилиндрическая, яйцевидная или шаровидная, однородная или отличается от ножки (иногда отличается цветом), гладкая, шероховатая или опушенная, реже блестящая.

Перитеции поверхностные, погруженные и выступающие на поверхность при созревании или глубокопогруженные, прямые или располагаются под углом к поверхности стромы, яйцевидные, почти шаровидные, бутылчатые, чечевицеобразные, с дифференцированной оболочкой различной толщины, консистенции и окраски, с четко выраженным отверстием, иногда состоящим из нескольких рядов специфических гифальных клеток.

Аски унгуикатные, булавовидные или удлинненно-цилиндрические, характеризуются типичным строением апикальной части — в виде полушаровидной или почти шаровидной головки различной высоты — 2—12 мкм, реже только с утолщением, с более или менее заметным каналом, базальная часть аски часто вытянута в длинную ножку. Аски формируются в виде пучка, выходящего из основания полости перитеция. Парафизы нитевидные, с расширенной верхушкой или слегка булавовидные, растворяются и исчезают при созревании асков. Перифизы размещаются у выводного отверстия и становятся четко заметными при созревании асков и начале освобождения их из перитеция. Аскоспоры веретеновидные, чаще нитевидные, с многочисленными перегородками. при созревании распадаются на отдельные клетки, функционирующие как самостоятельные споры.

Склероции, из которых развиваются стромы, состоят из псевдопаренхимы, паренхимы или прозенхимы. Для большинства представителей характерен плеоморфизм: конидиальные анаморфы типа *Eraphelis*, *Sphacelia*, *Akanthomyces*, *Cephalosporium*, *Insecticola*, *Isaria*, *Hirsutella*, *Humenostilbe*, *Paecilomyces*, *Spicaria*, *Sporotrichum*, *Stilbum*, *Synnematium*, *Tilachlidiopsis*.

Паразиты растений из семейств злаковых и осоковых, насекомых, паукообразных и грибов, реже почвенные сапротрофы.

Включает два семейства — *Clavicipitaceae* и *Cordycipitaceae*.

Ключ для определения семейств

- Стромы распростертые или дифференцированные на плодущую часть и стерильную ножку, плодущая часть шаровидная или полшаровидная, формируются на стеблях и в листовых пазухах злаковых и осоковых или в завязи злаковых растений. Аскоспоры не распадаются на отдельные клетки. Анаморфы сфацелиевидного или гистериевидного типа сем. *Clavicipitaceae* (с. 41)
- Стромы дифференцированы на плодущую часть и стерильную ножку, реже зачаточные; плодущая часть булавовидная, цилиндрическая, реже шаровидная или яйцевидная; аскоспоры распадаются на отдельные клетки; анаморфы относятся к различным родам гифомицетальных грибов . . . сем. *Cordycipitaceae* (с. 52)

СЕМЕЙСТВО CLAVICIPITACEAE (LINDAU) EARLE

Contr. U. S. Natl. Herb., 1901, 6 : p. 148—263.

Стромы распростертые, слабо дифференцированы, образуются на стеблях или в пазухах листьев злаковых и осоковых растений либо формируются на прорастающих склероциях, образующихся в завязи злаковых, и тогда дифференцированы на шаровидную плодущую часть и стерильную ножку. Перитеции глубокопогруженные, расположены прямо, яйцевидные или бутылчатые. Аскоспоры нитевидные, не распадаются на отдельные клетки. Анаморфы типа *Sphacelia* или гистериевидные.

Ключ для определения подсемейств

- Стромы образуются на склероциях, формирующихся в завязи и семенах злаковых растений *Clavicipitoideae* (с. 42)
- Стромы образуются на стеблях и в пазухах листьев, мицелий эндофитный; на злаковых и осоковых растениях
 *Balansiaideae* (с. 47)

Род *Claviceps* Tul.

Ann. Sci. Nat. ser. 3, 1853, 20 : 42.

Стромы формируются на перезимовавших склероциях, многочисленные, реже одиночные, яркие, оранжево-красные, пурпурово-фиолетовые, мясистые, сочные, дифференцированы на плодущую часть (головку) и стерильную ножку. Плодущая часть шаровидная или полушаровидная, гладкая или шероховатая от выступающих устьиц созревших перитециев. Перитеции располагаются по окружности периферической части плодущей головки, бутыльчатые или эллиптически-конические. Аски удлинненно-цилиндрические, 8-споровые, с апикальной головкой. Аскоспоры нитевидные, сначала без перегородок, затем септированные и распадаются на клетки, бесцветные, расположены параллельно. Склероции образуются в завязи злаков, черноватые или темно-фиолетовые, внутри белые, плотные. Анаморфа образуется на пораженной завязи до заложения склероция, имеет характерный вид в связи с выделением специфической клейкой сахаристой жидкости, а которую отчленяются конидии. Конидии бесцветные, эллиптические, небольшого размера.

Паразиты однодольных растений.

Ключ для определения видов

1. Стромы красные, оранжево-красные, красновато- или фиолетово-бурые, образуются в завязи ржи и других злаков *Cl. purpurea* (с. 42)
- Стромы желтые, образуются в завязи *Paspalum dilatatum* *Cl. paspali* (с. 43)

Cl. purpurea (Fr.) Tul., Ann. Sci. Nat., ser. 3, 1853, 20 : 45. Rostrup, Faero. Fl., 1870 : 105; Ячевский. Определ. грибов, 1913, 1 : 362; Определ. низш. раст., 1954, 3 : 317; Визнач. гриб. України, 1963, 3 : 329, рис. 202.

Syn: *Sphaeria purpurea* Fr., Syst. Myc., 1823, 2 : 325; *Claviceps microcephala* (Wallr.) Tul. p. p., in Rostrup, Fungi, 1901 : 311.

В естественных условиях телеоморфы образуются чрезвычайно редко. Обычно гриб заметен ранней весной, во время функционирования специфической анаморфы, после чего образуются склероции, которые прорастают только после перезимовки. Стромы на склероциях многочисленные, 1—8 см выс., красноватые, красновато-оранжевые, становятся фиолетово-бурыми при отмирании, хорошо разделены на тонкую стерильную ножку 0,5—8 см выс. и 1—1,5 мм толщ. и шаровидную плодущую часть до 0,5 см в диам. Перитеции бутыльчатые или широкобутыльчатые, 275—300 × 82—110 мкм. Аски уз-

кобулаовидно-цилиндрические, 60—90 × 2—4,5 мкм, с полушаровидной головкой 3—4 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, 50—84 × 1—1,5 мкм.

Анаморфа — *Sphacelia segetum* Lev. Конидиеносцы простые или неправильно разветвленные, до 20 мкм выс., образуют палисадный слой. Конидии эллиптические или почти яйцевидные, 4—8 × 1—2 мкм, вместе с ними выделяется клейкая жидкость («медвяная роса»), привлекающая насекомых, что способствует распространению гриба. Склероции (*Sclerotium clavus*) варьируют по размерам и окраске, 0,5—5 см дл., черновато-фиолетовые, в поперечном сечении округло-треугольные, плотные, внутри белые, формируются в завязи к моменту созревания колоса, отчетливо заметны, поскольку отличаются размерами и цветом от здоровых зерен.

В завязи различных злаковых, реже осоковых.

Распространение в СССР: повсеместно.

Общее распространение: Космополит.

П р и м е ч а н и е. Этот гриб широко известен как «спорынья», или «рожки». В годы массового развития вызывал эпидемии, но сейчас в естественных условиях встречается редко, только на диких злаках. Объем этого вида долгое время дискутировался, поскольку он очень вариабелен. В течение длительного периода считали возможным выделять отдельные виды, такие, как *S. microscephala* Tul., *S. wilsonii* Cke, *S. nigricans* Tul, исходя из критериев специализации и отличий в размерах склероциев. Сейчас эти критерии считают недостоверными и большинство исследователей склоняется к мнению об идентичности всех мелких видов и признанию одного вида — *Cl. purpurea*, поскольку доказано, что развитие стром и склероциев меньшего размера связано с размерами зерновок питающего растения. Для получения стром в лаборатории склероции, перезимовавшие в природных условиях, помещают во влажные камеры в термостат.

Cl. paspali Stev. et Hall. (рис. 1), Stevens F. L., Hall J. G., The Botanical gazette, 1910, 50, 6 : 460—463; Карпова-Бенуа, Бот. мат. отд. спор. раст., 1955, 10 : 166—176, рис. 1—5.

Стромы образуются на склероциях. Прорастание склероциев начинается с появления на них мелких бугорков. На свободной части склероция, выступающей между раздвинутыми цветочными чешуйками, вначале появляются мелкие трещинки коркового слоя, сквозь которые обнажается яркая светло-желтая внутренняя ткань. Затем из этих трещинок вырастают светло-желтые выпуклые бугорки, иногда на вершине раздвоенные. Бугорки эти быстро удлиняются и через 1—2 сут принимают форму головки на ножке. Из каждой трещинки могут выступать одна — четыре строны. Иногда ножки, выходящие из одной трещины, срастаются у основания или по всей длине, реже срастаются и сами головки. На склероции может образовываться до семи стром из разных точек.

Стромы 3—17 мм выс., желтые, хорошо разделяются на плодущую часть — головку — и ножку. Головки шаровидные, иногда сверху слегка приплюснутые, 0,5—1,5 мм, реже 2 мм в диам. Размеры их зависят от величины склероция. Сросшиеся попарно достигают 3 мм в диам. Головки всегда остаются расположенными на уровне почвы и никогда не выступают высоко над ее поверхностью. Молодые несозревшие головки лимонно-желтого цвета, гладкие, с более темными

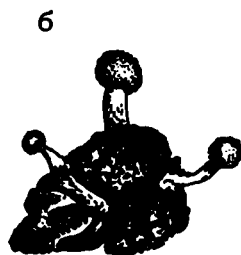


Рис. 1. *Claviceps paspali* (по Карповой-Бенуа, 1955):

а — колосья злака *Paspalum dilatatum*: 1 — здоровые, 2 — пораженные грибом; б — проросшие склероции при залегании в почве ($\times 4$): 1 — поверхностном, 2 — глубоко; в — срез через головку стромы с перитециями ($\times 28$); г — срез через перитеций ($\times 300$); д — срез через конидиальную строму ($\times 140$); е — конидии ($\times 450$): 1 — из капли медвяной жидкости, 2 — с конидиальной стромы.

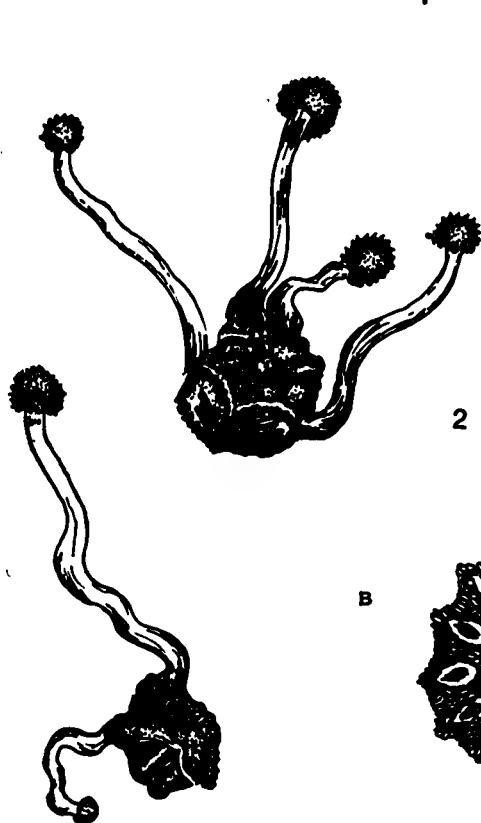
точечками. При созревании становятся золотисто-желтыми, бородавчатые от выпячивания конусообразных устьих перитециев. Ножки серо-желтые, 2—15 мм выс. Размеры ножек зависят от глубины залегания склероциев. У поверхностно залегающих они короткие, расширенные у основания, выполенные. У глубоко залегающих — более тонкие, 0,5—1 мм в диам., часто лентообразно сплюснутые. Поснольку головки обладают отрицательным геотропизмом и всегда растут вверх, ножки часто круто изгибаются и принимают причудливые формы.

Перитеции овальные, $286\text{--}468 \times 130\text{--}286$ мкм, располагаются в верхнем отделе плодущей части. Аски $104\text{--}130 \times 3\text{--}4$ мкм, при



6

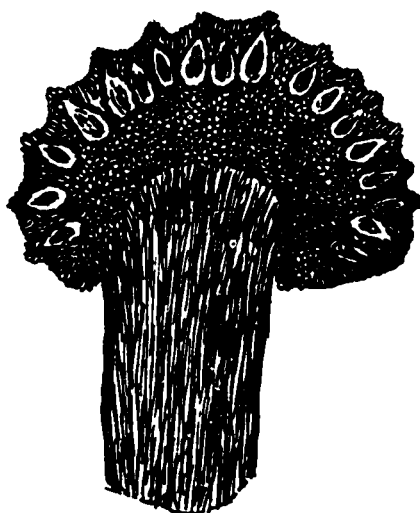
1



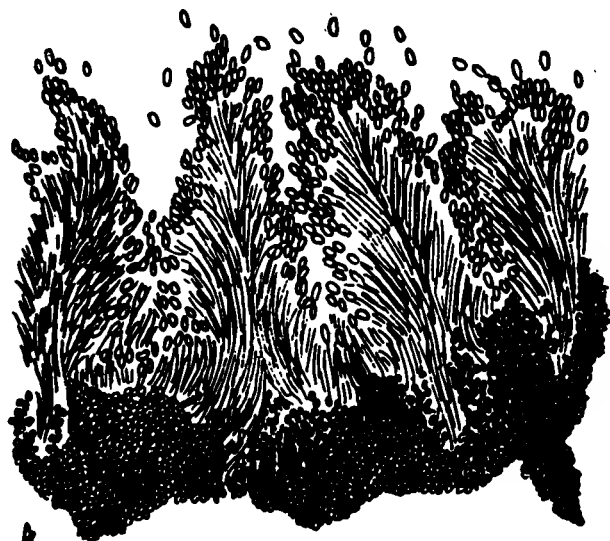
2



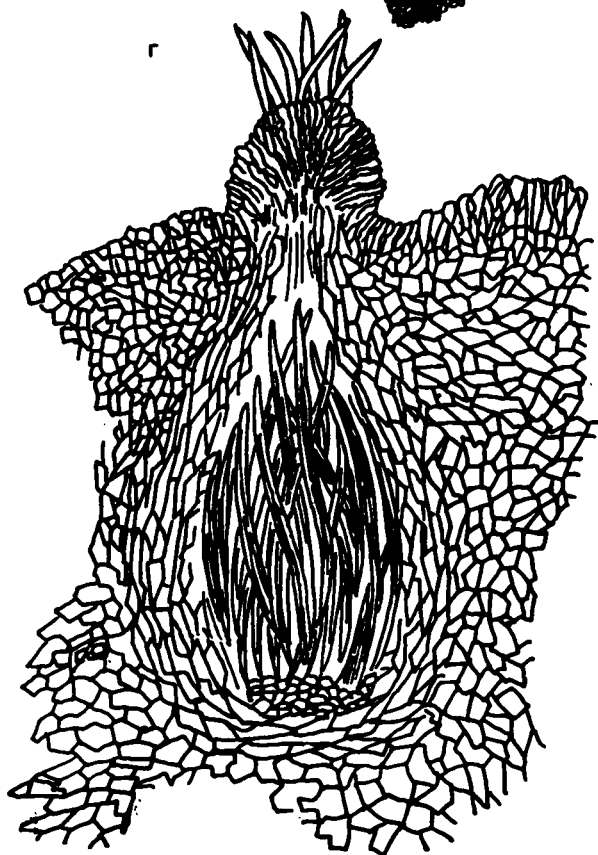
B



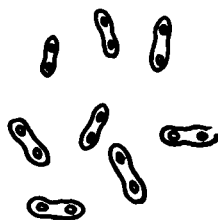
д



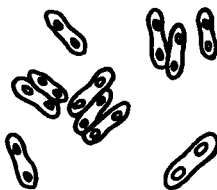
г



е



1



2

созревании выходят пучками. Аскоспоры нитевидные, 72—95 × × 0,5 мкм.

Прорастание склероциев лучше происходит при рассеянном свете и замедляется на ярком солнечном свете. Стромы жизнеспособны около 30 сут, после чего начинают темнеть и разрушаться. Отмирание начинается со стороны склероция: ножка чернеет постепенно снизу вверх, затем темнеет и сморщивается сама головка.

Анаморфа — *Sphacelia paspali* Steph., Карпова-Бенуа, Бот. мат. отд. спор. раст., 1955, 10 : 169.

В колосках видов пaspалом (*Paspalum digitaria*, *P. dilatatum*). Распространение в СССР: ГССР (Западная Аджария).

Общее распространение: Северная Америка (Северная Каролина).

Примечание. Впервые гриб был обнаружен и описан Стевенсом и Хиллом в 1910 г. в Северной Каролине. В СССР зарегистрирован в 1942 г. в Сухумском и Згудидском районах, а позже распространился по всем измененным местам Закавказья (Карпова-Бенуа, 1955).

ПОДСЕМЕЙСТВО BALANSIAIDEAE DIEHL,

Agriculture Monograph, 1950, 4 : 12.

Ключ для определения родов

1. Стромы ровные, распростертые, однородные, в виде чехлика, мягкие, или кожистые, анаморфа — типа *Sphacelia* *Epichloe* (с. 51)
- Стромы подушковидные, бугорчатые, со стерильными зонами или головчатые, твердые, плотные, анаморфы эфелоидного или гистероидного типа *Balansia* (с. 47)

Под *Balansia* Speg. emend Diehl

Ann. Soc. Cient. Argentina, 1885, 19 : 45. Diehl, Agriculture Monograph, 1950, 4 : 13.

Базальная строма (гипоталлюс) зачаточная или хорошо развита, прозенхиматозно-склеротическая или псевдопаренхиматозная: верхние слои желтые, белые, серые, темно-серые до чернеющих, иногда блестящие; внутри белая, серая или желтая.

Аскостромы широкораспростертые или ограниченные и тогда подушковидные или головчатые, состоят из прозенхиматозной или псевдопаренхиматозной ткани такого же цвета, как и базальная строма, но более насыщенных оттенков, густо усеяны точками выступающих отверстий многочисленных перитециев. Перитеции яйцевидно-чечевицеобразные, погруженные в верхние слои аскостромы; стенки их четко выделяются и сформированы из сжатых строматических клеток; отверстия (остиолы) более плотные, углеподобные; во внутренней полости у вершины перитеция густо расположены перифизы. Аски формируются на базальном слое перитеция, цилиндрические, с ослизняющей головкой, окружены парафизами.

которые растворяются и исчезают с развитием асок. Аскоспоры нитевидные, с многочисленными перегородками.

Анаморфа в виде дисковидных стром, перидий варьирующий, утолщенный, гладкий или опушенный; гимений из простых гиф с псевдосептами. Конидиеносцы обычно разветвленные, неправильно раздутые. Конидии (сколекоспоры) распадаются на два-три сегмента (отдельных клеток).

На стеблях, листьях и в завязи злаковых и осоковых.

Ключ для определения видов

Стромы четко разделены на шаровидную или полушаровидную плодущую часть и стерильную ножку, с четкими точками отверстий перитециев, конидиальные спороношения в виде дисковидных подушечек до 2 мм в диам. *B. claviceps* (с. 48)

— Стромы распростертые, подушковидные, сплошные или разделены стерильными зонами на выпуклые участки, отверстия перитециев почти незаметные, конидиальные спороношения отсутствуют *B. sugeracearum* (с. 49)

1. *B. claviceps* Speg. Anp. Soc. Cient. Argentina, 1855, 19 : 45—46. Diehl, Agriculture monograph, 1950, 4 : 17, pl. 1, a, b, c, pl. 2, a—d.

Базальная строма плотная, крепкая, варьирует в размерах, до 400 мм дл., сначала белая, становится яркой, пурпурной, потом чернеет, кожистая, блестящая, внутренние слои белые или серые, воскообразные, состоят из прозенхиматозной ткани. Аскостромы выходят на поверхность в местах разрыва базальной стромы, короткие или на короткой ножке, почти сидячие, полушаровидные, реже плоские, дисковидные, светло-коричневые, потом чернеющие, внутри бледнее, до 1 см выс., ножка 2—4 мм выс. и до 1 мм толщ. Перитеции чечевицеобразные, скученные, $200\text{--}260 \times 120\text{--}140$ мкм, с четко выраженными стенками 10—15 мкм толщ. Аски цилиндрические, на короткой ножке, $106\text{--}195 \times 5\text{--}6$ мкм, 8-споровые. Аскоспоры $100\text{--}180 \times 1\text{--}1,5$ мкм, с многочисленными перегородками.

Анаморфа образуется на этих же базальных стромах перед функционированием аскостром. Конидиальные стромы плоские, округлые, до 2 мм в диам. и до 1 мм выс., мясистые, покрыты тонкими белыми, очень нежными и быстро исчезающими волосками, одиночные или скученные, бледно-красновато-розоватые, сереющие. Конидиеносцы простые или разветвленные, 1—2 мкм в диам. Конидии $24\text{--}40 \times 1\text{--}1,5$ мкм.

На стеблях *Setaria* sp. (Gramineae).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморье).

Общее распространение: Северная и Южная Америка.

П р и м е ч а н и е. Вид очень вариабельный, что обусловило мнение о нем как о сборном. Был обнаружен и описан в Парагвае (Spegazzini, 1885), а затем найден на Кубе, в Чили, Мексике, Тринидаде и других странах этого региона. Теперь считается одним из распространенных и банальных. Чаще всего поражает виды *Setaria*, но отмечен на видах *Panicum* и *Sorghum*. Считается, что ареал рода *Balansia* ограничен только Северной и Южной Америкой, так как в литера-

туре отсутствуют сведения о наличии видов этого рода на других континентах (Diehl, 1950). Интересно, что ареал *Setaria palmitifida*, на котором паразитирует *B. claviceps*, включает и восточноазиатские страны, однако в данном случае ареалы питающего растения и паразита не совпадают, что отмечено и для многих ржавчинных грибов (Азбукина, 1974). У нас в стране этот гриб был собран в Сихоте-Алиньском заповеднике З. М. Азбукиной в 1958 г. и длительное время оставался неидентифицированным из-за ряда диагностических трудностей и предвзятости укоренившегося мнения об ограниченном ареале рода *Balansia*. Очевидно, сведения о нахождении других видов этого рода в СССР будут пополнены при более тщательных и целенаправленных исследованиях. Особенно они важны в ряде районов нашей страны, где возделываются сорго и просо, поскольку гриб может наносить значительный вред урожаю этих культур. По-видимому, вид расширяет свой ареал, если в пределах его он достаточно распространен, вследствие чего возникает достаточно предпосылок для конкурентных трофических ситуаций.

2. *B. cyperacearum* (Berk. et Curt.) Diehl. (рис. 2, Agriculture Monograph, 1950, 4 : 39, pl. 7a, в. Коваль, Нов. сист. низш. раст., 1970, 6 : 113, рис. 1—3).

Syn.: *Hypocrea cyperacearum* Berk. et Curt., Acad. Nat. Sci. Phila. Jour., ser. 2, 1854, 2 : 285; *Sphaeria cyperacearum* Schw. apud. Berk et Curt., 1854; *Hypocrella cyperacearum* (Berk. et Curt.) Sacc., Syll. Fung., 1883, 2 : 580—581.

Базальная строма в листовых пазухах или на стеблях около узлов, распростертая, сначала серая, затем краснеет и чернеет, около 30—40 мкм толщ., 5—23 мм дл. Аскостромы обычно разделены стерильными зонами на отдельные подушковидные участки, реже сплошные, 30—90 мкм толщ., удлинённые, красные, при высыхании чернеющие, гладкие или шероховатые, внутренняя ткань белая или красноватая. Перитеции рассеянные или сгущены небольшими группами, погруженные, с незаметными на поверхности отверстиями, обратно-булавовидные или удлинённо-овальные, 200—280×120—200 мкм, с ясно очерченными более темными перитециальными стенками 12—20 мкм толщ. Аски булавовидно-цилиндрические, на длинной ножке, 20—125×4,5 мкм, спороносная часть 36—90×4—6 мкм, с небольшой шаровидной головкой. Аскосторы бесцветные, нитевидные, сначала одноклеточные, впоследствии с многочисленными перегородками, 36—100×1—1,5 мкм. Парафизы нитевидные, простые, 120—130×1—2 мкм, не превышают длину аски, при созревании асок исчезают.

На стеблях бамбука курильского (*Sasa kurilensis*).

Распространение в СССР: РСФСР (Хабаровский край, Курильские о-ва: Кунашир, бухта Алекино).

Общее распространение: Северная и Южная Америка.

П р и м е ч а н и е. Вид специализируется на осоковых, а на бамбуке отмечен лишь в Индии, хотя почему-то это местонахождение не учитывается (Diehl, 1950). Возможно, причина заключается в слишком запутанной синонимике и отсутствии окончательного мнения об объеме этого вида. Н. Саккардо считал *Sphaeria cyperacearum* Schw. синонимом *Hypocrella semiamplexa* (Berk.) Sacc., однако В. Дил это опровергает (Diehl, 1950).

У нас в стране был собран в 1956 г., но длительное время, как и *B. claviceps*, оставался неидентифицированным, поскольку отсутствовала соответствующая литература и, кроме того, гриб был обнаружен с гиперпаразитом близкого таксономического положения, что совершенно запутывало и усложняло выяснение его таксономической принадлежности. Как оказалось, *Balansia cyperacearum*

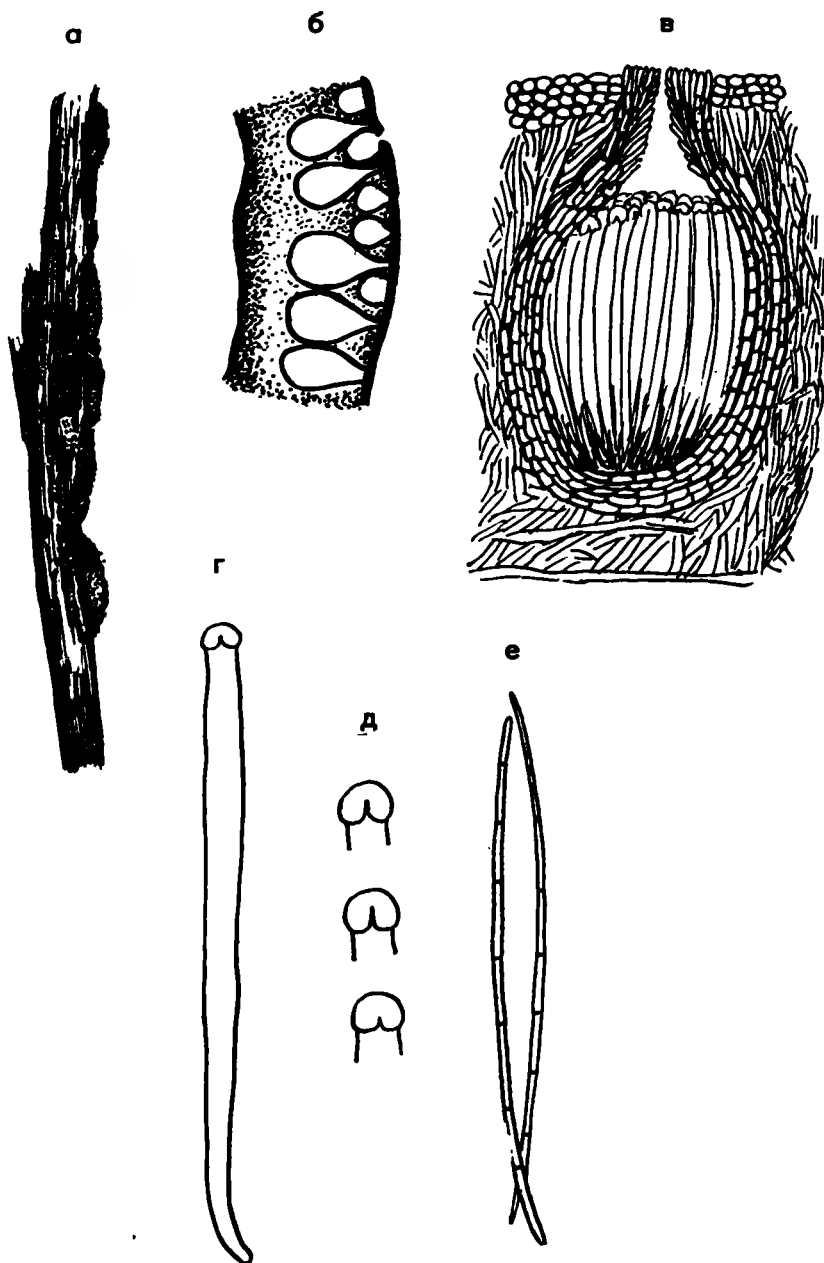


Рис. 2. *Balansia superacearum*:

а — внешний вид стром ($\times 1$); **б** — разрез через строму ($\times 7$); **в** — продольный срез через перитеций ($\times 260$); **г** — аска ($\times 400$); **д** — фрагменты асок ($\times 620$); **е** — аско-споры ($\times 620$).

довольно часто поражается другим грибом — *Nectriella balansiae* R. H. Arnold. Внешне эти поражения почти неразличимы, отличия можно обнаружить только при микроскопировании. Поэтому считаем необходимым привести диагноз и этого гриба.

Nectriella balansiae R. H. Arnold, Mycologia, 1967, 59, 2 : 232. Коваль, Нов. сист. низш. раст., 1970, 6 : 114, рис. 4.

Перитеции свободные, одиночные, рассеянные или скученные, шаровидные или яйцевидные, $100-165 \times 60-100$ мкм, с округлым порусом, $50-60$ мкм в диам. Перидий до $4-5$ мкм толщ., состоит из многочисленных параллельных концентрических пучков тонкостенных бесцветных плоских клеток. Гимениальный слой у основания и по стенкам перитеция. Аски $22-52 \times 4-6$ мкм, булабовидные или удлинено-булабовидные, без ножки или с очень короткой ножкой, окруженной преломляющим свет кольцом, не окрашивающимся в голубой цвет реактивом Мельцера. Парафизы нитевидные, слегка разветвленные, септированные, $0,5$ мкм шир. Аскоспоры $8-10 \times (2) 2,5-3 (3,5)$ мкм, веретеновидно-эллиптические, вначале одноклеточные, впоследствии с одной перегородкой, бесцветные, с двумя каплями жира в каждой клетке.

Род *Epichloe* (Fr.) Tul.

Ann. Sci. Nat., ser. 4, 1860, 13 : 16.

Стромы распростертые, цилиндрические, в виде чехлика, ограниченные, золотисто-желтые или красновато-бурые при старении, прозенхиматические. Перитеции в один ряд, яйцевидные или конусовидные, погруженные, при созревании выступающие на поверхность. Аски удлинено-цилиндрические, с головкой. Аскоспоры нитевидные, одноклеточные, впоследствии с многочисленными перегородками. Анаморфа типа *Sphaelia*.

Паразиты на стеблях злаков.

В СССР известен один вид — *E. typhina*.

E. typhina (Pers. ex Fr.) Tul., Ann. Sci. Nat., ser. 4, 1860, 13 : 18. Sel. Fung. Carp., 1865, 3 : 24; Rostrup, Taero, Fl., 1870; 105; Ячевский, Определ. грибов, 1913, 1 : 316; Определ. низш. раст., 1954, 3 : 315; Визнач. гриб. України, 1969, 3 : 328, рис. 201.

Syn.: *Sphaeria typhina* Pers., Fungi, 1796, 1 : 21, fig. 1—2; *Cordiceps (Epichloe) typhina* (Pers.) Fr., Summa Veg. Scand., 1849, 2 : 381.

Строма до 5 см дл., золотисто-желтая, мягкая, бархатистая, впоследствии кожистая, буреющая, с более темными точками устьиц перитециев, выступающих при созревании и создающих шероховатость и бугорчатость ее поверхности. Перитеции — в один ряд, равномерно распределены, как правило, обособлены, реже соприкасаются стенками, яйцевидные или яйцевидно-конусовидные, $400-600 \times 200-250$ мкм. Аски удлинено-цилиндрические, $130-200 \times 7-10$ мкм, с головкой $4-5$ мкм выс. Аскоспоры нитевидные, $130-160 \times 1-1,5$ мкм, с многочисленными перегородками, со множеством мелких жировых включений. Анаморфа в виде беловатого налета типа *Sphaelia*, образованного палисадным слоем простых или слабо

разветвленных конидиеносцев до 30 мкм выс. Конидии эллиптические, бесцветные, многочисленные, до 5 мкм дл.

На различных видах дикорастущих злаков, в том числе кормовых. Особенно часто встречается на еже сборной (*Dactylis glomerata*) и видах тонконога (*Poa*).

Распространение в СССР: повсеместно, кроме Дальнего Востока.

Общее распространение: Европа, Северная и Южная Америка.

СЕМЕЙСТВО CORDYCIPTACEAE KREISEL

Ann. Mycol., 1969, 16, 3: 181.

Стромы сложного строения, дифференцированы на плодущую часть и стерильную ножку, реже зачаточные и более примитивной организации. Плодущая часть булабовидная, яйцевидная, цилиндрическая, шаровидная, полушаровидная и т. д., верхушечная или латеральная, иногда со стерильным кончиком. Перитеции расположены прямо или косо. Аскоспоры нитевидные, распадаются на отдельные цилиндрические, веретеновидные или шаровидные клетки, реже — веретеновидные и не распадающиеся на отдельные клетки. Анаморфы — различные роды мониллиальных грибов.

Ключ для определения подсемейств

1. Стромы ватообразные, распростерты в виде налета, не имеющие четкой формы и границ, представляют собой более или менее плотное сплетение мицелия, выполняющее функцию стромы *Torrubiellaeae* (с. 52)
- Стромы четкоочерченные, от примитивных до сложной организации 2
2. Стромы примитивные, дисковидные или полушаровидные, без дифференциации на отдельные части *Hypocrellaeae* (с. 78)
- Стромы сложного строения, обычно дифференцированы на плодущую часть и стерильную ножку, булабовидные, цилиндрические или другой формы *Cordycipitaeae* (с. 84)

ПОДСЕМЕЙСТВО TORRUBIELLAEAE KOVAL

Ключ для определения родов

1. Аскоспоры булабовидные, не распадаются на отдельные клетки *Podonectria* (с. 54)
- Аскоспоры нитевидные, распадаются на отдельные клетки . . . 2
2. Стенки перитециев тонкие, просвечивающиеся, аскоспоры характерно сплюснуты внутри аски в виде ленты, распадаются на отдельные клетки после выхода из асок *Barya* (с. 53)
- Стенки перитециев плотные, толстые, аскоспоры распадаются на отдельные клетки внутри аски *Torrubiella* (с. 55).

Bull. Torrey Bot. Club, 1896, 23 : 50. Saccardo, Syll. Fung., 1913, 22 : 500.

Стромы ватообразные, распростертые, в виде подслойки, светло- или темноокрашенные. Перитеции поверхностные, скученные, грушевидные, светлые или яркие, с псевдопаренхиматозными просвечивающимися стенками. Аски цилиндрические или ланцетовидные, 8-споровые, с головками. Аскоспоры цилиндрические, нитевидные, сначала без перегородок, затем септированные в два ряда, распадающиеся на отдельные клетки после выхода из асок. Псевдопарафизы простые. Парафизы распыляющиеся.

1. *B. salacensis* Racib, Bull. Acad. Sci. Cracovie, 1906 : 909. Saccardo, Syll. Fung., 1913, 22 : 500; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 97, рис. 74.

Мицелий поверхностный, обволакивает все тело насекомого, сернисто-желтый. Стромы желтые, сернисто-желтые, образуются из более плотного сплетения мицелия, округлые, часто распространяются вокруг насекомого на листовой пластинке и достигают 5—7 мм. Перитеции желто-охристые, желто-коричневые, многочисленные, почти поверхностные, шаровидные или полушаровидные, $500-700 \times 300-420$ мкм, с приплюснутыми устьицами. Аски цилиндрические, 8-споровые, $350-400 \times 8-10$ мкм, с полушаровидной головкой $10-12 \times 3-4$ мкм, разделенной продольным каналом. Аскоспоры в два ряда, сплюснуты в виде ленты, $300-350 \times 2,5-4$ мкм, после освобождения распадаются на отдельные цилиндрические клетки, $10 \times 2,5-5$ мкм.

На тлях (*Aphis* sp., Homoptera) с листьев каштана настоящего (*Castanea sativa*).

Распространение в СССР: РСФСР (Черноморское побережье Кавказа).

Общее распространение: о-в Ява.

Примечание: В диагнозе рода нет указания на его специализацию. Виды этого немногочисленного рода обычно обитают на усыхающих ветках древесных и кустарниковых растений и агариковых грибах не только в тропической, но и в умеренной зоне. В СССР известны как фитосапротрофы.

Только один вид был описан как паразит тлей, приуроченных к листьям съедобного каштана на о-ве Ява, еще в 1906 г. польским микологом М. Рациборским. Больше сведений о местонахождении этого вида в литературе нет. У нас в стране обнаружен только один раз, в незначительном количестве. Поскольку основные структуры, данные о которых являются ключевыми при идентификации, были хорошо представлены, то сомнения о достоверности его не возникает.

Внешне похож на представителей рода *Podonectria*, но отличается морфологическими признаками репродуктивных структур.

Объем и систематика этого рода не совсем ясны и требуют дальнейших более тщательных исследований.

Род *Podonectria* Petch

Trans. Br. mycol. Soc., 1921, 7, 2 : 133—167.

Перитеции разбросанные, обычно поверхностные или полупогруженные в ватообразную строму, ярко- или светлоокрашенные, волокнистые или гладкие, перитециальные стенки псевдопаренхиматозные. Аски цилиндрические или удлинненно-веретеновидные, верхушки утолщены и образуют видоизмененную головку, канал рудиментарный, 8-споровые. Парафизы отсутствуют, псевдопарафизы разветвленные и образуют сплетение внутри перитеция. Аскоспоры нитчатые, удлинненно-веретеновидные, со многими перегородками, бесцветные. Паразиты на насекомых — кровососущих фитопаразитах.

P. coccicola (Ell. et Ev.) Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1921, 7, 2 : 141. Dingley, Trans. Roy. Soc. N. Z., 1956, 83, pt. 4 : 643, fig. 16; Rogerson, Mycologia, 1970, 62, 6 : 865—910; Коваль, 1974 : 96, рис. 73; Kobayasi, Shimizu, 1977, 3, № 3 : 94.

Syn.: *Dialonectria coccicola* Ell. et Ev., N. Am. Pyrenom., 1892 : 690; *Scoleonectria coccicola* (Ell. et Ev.) Seaver, Mycologia, 1909, 1, 1 : 53; *Puttemansia coccicola* (Ell. et Ev.) Hohnel, Ann. Myc., 1911, 9 : 423.

Строма ватообразная, покрывает все тело насекомого, светло-кремовая, при старении желтеющая или становящаяся охристой. Гифы пигментированные, 4—6 мкм шир. Перитеции шаровидные или грушеподобные, поверхностные, погруженные лишь основанием, 300—400 × 400—600 мкм, скученные, винно-охристые, винно-коричневые или охристые, с сосочковидным устьцем. Стенки перитециев 60—75 мкм толщ., клетки их слабо пигментированы. Аски цилиндрические, 4—8-споровые, 220—350 × 18—20 мкм. Аскоспоры булавовидные, у основания суженные, к вершине расширяются, бесцветные, с многочисленными перегородками, 120—220 × 6—7,5 мкм.

Анаморфа типа *Tetracrium*.

На щитовке ивовой (*Chinaspis salicis* Homoptera).

Распространение в СССР: УССР (окр. Киева).

Общее распространение: Европа, Америка, Южная Африка, Индия, Китай.

П р и м е ч а н и е: Внешне гриб мало заметен, поскольку перитеции по окраске и общему габитусу почти не отличаются от пигидиев насекомого-хозяина. Заметно угнетает развитие и дальнейшее распространение вредителя. Встречается очагово, локализуется в наиболее многочисленных популяциях вредителя, приуроченных к наиболее влажным и хорошо прогреваемым местам.

Возможно, что гриб имеет более широкий ареал в СССР, чем это известно, поскольку совершенно не изучен.

Объем и систематическое положение этого рода не совсем ясны в связи с недостаточной изученностью. Род был выделен Т. Петчем на основании ревизии вида *Nectria coccinea* Ell. et Ev., собранного во Флориде (Petch., 1921). К этому роду относили сначала только два вида — *P. aurantii* (Hoehnel) Petch и *P. echinata* Petch. Однако *P. aurantii* перенесен впоследствии в род *Ophionectria* и теперь в составе рода насчитывают восемь видов, распространенных в основном в тропиках и в странах Восточной Азии. Недавно два вида — *P. cicadellidicola* и *P. citrina* — были описаны на цикадах в Японии (Kobayasi, Shimizu, 1977).

Revue de Mycologique, 1885, 56, 4 : 227. Saccardo, *Syll. Fung.*, 1891, 9 : 994; Petch, *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1924, 9 : 108—128; Dingley, *Trans. Roy. Soc. N. Zealand*, 1953, 81, 3 : 329—343.

Строма тонкая, ватообразная, пленчатая, с подслоем или вообще отсутствует. Мицелий нежный, белый, желтый, янтарный или при старении красновато-коричневых оттенков, яркий. Перитеции поверхностные или погруженные основанием, в более молодом состоянии могут быть глубоко погруженные, прямые или расположенные под небольшим углом, одиночные или скученные, эллиптические, удлиненно-эллиптические, грушевидные, конические, яйцевидные, бутылчатые или ампуловидные, тонкостенные, реже с утолщенными плектенхиматозными стенками, яркие, желтые, оранжевые, красные, винно-красные, при старении коричневеют.

Аски цилиндрические или удлиненно-цилиндрические, с полушаровидными головками, разделенными нитевидным каналом, обычно тонкостенные, 4—8-споровые. Аскоспоры нитевидные, бесцветные, почти такой же длины, как сумки, с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные клетки еще в аске. Парафизы нитевидные, у вершины утолщающиеся, хорошо заметные, исчезающие при освобождении асок из перитеция.

Анаморфы — виды родов *Akanthomyces*, *Gibellula*, *Hirsutella*, *Hymenostilbe*, *Raecilomyces*.

На различных членистоногих и насекомых.

Широко распространены в умеренной, субтропической и тропической зонах всего мира. В СССР известны восемь видов.

Ключ для определения видов

1. Стромы на пауках 2
- Стромы на щитовках, муравьях и хризопидах 5
2. Стромы белые, перитеции желтые, становятся оранжево-красными, 300—400 × 150—200 мкм, анаморфа — *Raecilomyces longipes* *T. gonylepticida* (с. 61)
- Стромы желтые или с желтыми оттенками, перитеции иного цвета 3
3. Стромы желтые 4
- Стромы с примесью других оттенков: светло-желтые, серовато-желтые, кремоватые или кремово-охристые, перитеции охристые, 550—900 × 230—350 мкм, анаморфа — *Gibellula leiopus* *T. leiopus* (с. 63)
4. Стромы желтые, перитеции желтые, но ярче строны, с более темными верхушками, 900—1200 × 300 мкм, анаморфа — *Gibellula pulchra* *T. pulchra* (с. 71)
- Стромы желтые, перитеции светло-желто-коричневые, 550—1200 × 200—350 мкм, анаморфа — *Gibellula perexigua* *T. arachnophila* (с. 57)

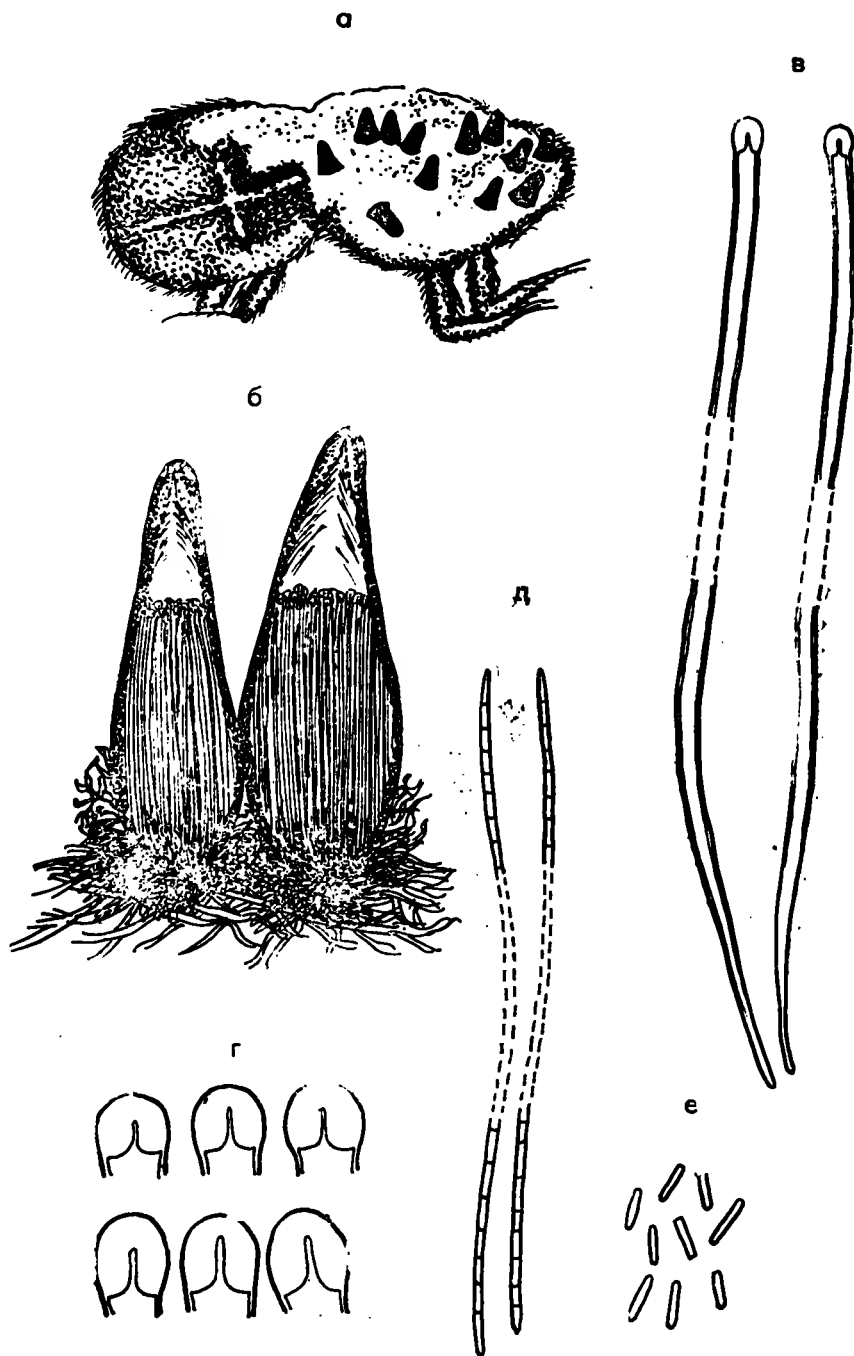


Рис. 3. *Torrubiella arachnophila*:

а — внешний вид перитециев на насекомом. ($\times 15$); б — продольный срез через перитеций ($\times 80$); в — аски ($\times 660$); г — головки асок ($\times 1100$); д — аскоспоры ($\times 110$); е — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$).

5. Стромы на щитовках 6
 — Стромы на муравьях и хризопидах 7
 6. Стромы бледно-охристые, винно-красные, коричневые, яркие, перитеции кремовые или коричневато-винно-красные, $700-800 \times 250-300$ мкм *T. luteostrata* (с. 69)
 — Стромы кремовые или охристые. Перитеции бледно-охристые, часто ярче стромы, $400-500 \times 250-300$ мкм, опушенные у основания *T. tomentosa* (с. 76)
 7. Стромы нежные, белые или серовато-красноватые, перитеции светло-коричневые, $300-400 \times 140-200$ мкм, анаморфа — *Hirsutella liberiana*, на муравьях *T. liberiana* (с. 68)
 — Стромы белые, перитеции янтарно-желтые, 600×250 мкм, на личинках хризопид *T. paxillata* (с. 71)

1. *T. arachnophila* (Johnston) Mains (рис. 3), Mycologia. 1950, 42, 2; 306—321. Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 120. Сын.: *Cordyceps arachnophila* Johnston, Bul. Porto Rico Insular Exp. Sta., 1915, 10 : 23; *Torrubiella gibellulae* Petch, Ann. Mycol., 1932, 30 : 391, рис. 18.

Строма желтая или желто-белая, плотная, обволакивает все тело насекомого. Перитеции образуются прямо на строме, без определенной подложки, разбросанные или расположены группами, сначала погружены глубоко в строму, при созревании почти поверхностные, у основания опушены короткими ветвящимися гифами, светло-желто-коричневые или красновато-коричневые у вершины, овальные или конические, тонкостенные, $550-1200 \times 250-350$ мкм. Аски удлиненно-цилиндрические, $450-660 \times 4-6$ мкм, тонкостенные, к основанию еще больше утончающиеся, у вершины расширяющиеся в головку до $4-5$ мкм выс. Аскоспоры нитевидные, $430-630 \times 1,5-1,7$ мкм, распадаются на отдельные цилиндрические клетки $4-10$ мкм дл. еще в аске.

Перитеции образуются на тех же стромах, что и конидиальные споронии, прямо у основания отспоронивших коремий.

Анаморфа — *Gibellula perexigua*.

Gibellula perexigua (Y. Kobayasi) Koval comb. nova (рис. 4).

Сын.: *Isaria perexigua* Y. Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Buncrica Daig. 1941, 84 : 242; *Isaria arachnophila* (non Ditm.) Yasuda, цит. по Y. Kobayasi, 1941.

Налет войлочный, паутинистый или хлопьевидный, ярко-желтый, при старении тускнеет и слегка коричневеет, локализован только в брюшной части и верхней части конечностей, где располагается не сплошным слоем, а лишь отдельными участками. Коремни на брюшной части сверху, скученные или разбросанные, простые, прямые, у вершины притупленные, $0,8-3$ мм выс. и до $0,2$ мм толщ., охристые, с мучнистым налетом, образующимся при формировании конидиеносцев и конидий. На продольном сечении отчетливо заметна разница тканей верхнего и внутреннего слоев. Гифы верхнего плодущего слоя стелющиеся, густосептированные, на концах закругленные, $3,5-5$ мкм толщ., гифы внутреннего слоя более тонкие, до $1,5$ мкм

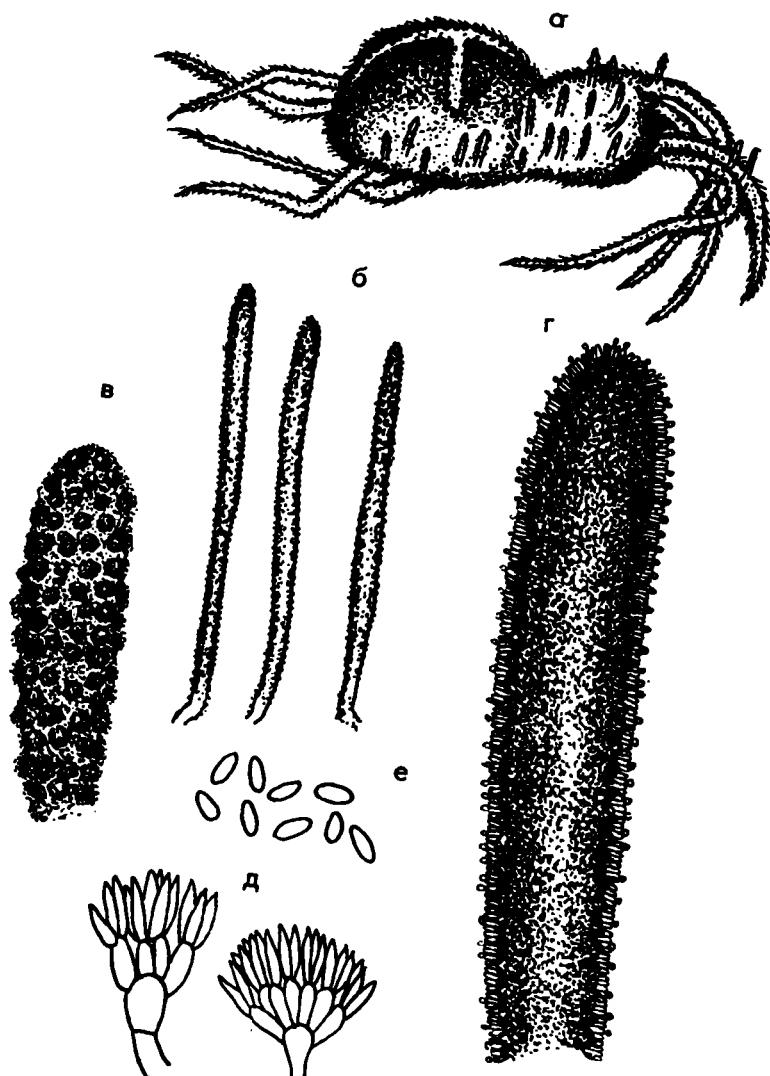


Рис. 4. *Gibellula perexigua* (по Kobayasi, 1941):

а — коремия на науке ($\times 5$); б — отдельные коремии ($\times 15$); в — поверхность коремии ($\times 100$); г — разрез через коремию ($\times 250$); д — конидиеносцы ($\times 720$); е — конидии ($\times 1100$).

толщ., с небольшим количеством перегородок. Конидиеносцы простые, короткие, с небольшим утолщением на верхушке, 15–20 мкм выс., бесцветные. Профиалиды цилиндрические или булабовидные, бесцветные, $7-8,5 \times 2,8-4$ мкм. Фиалиды булабовидные, острокопечные, $8,5-14 \times 1,5-2,5$ мкм, по две — четыре на каждой профиалиде, скученные. Конидиеносцы с профиалидами и фиалидами образуют головки до 15–28 мкм в диам. Конидии прямые, эллиптические или

веретенovidные, бесцветные, легко отпадающие при прикосновении, обычно порошащие, $3,5-5 \times 1,5-2$ мкм. Как правило, на этих же участках мицелия образуются стромы телеоморфы.

На пауках довольно крупного размера (до 2—3 см дл.), на почве, среди опавших листьев, а также в оранжереях, на пауках с листьев различных тропических и субтропических растений.

Распространение в СССР: телеоморфа — РСФСР (Центральный ботанический сад Москвы; Краснодарский край — дендрарий Сочи); телеоморфа совместно с анаморфой — Приморский край.

Общее распространение: телеоморфа — Европа, Северная Америка, Куба; анаморфа — Япония.

П р и м е ч а н и е. Обилие андов грибов на пауках в тропиках и субтропиках всегда привлекало внимание исследователей, в результате чего в литературе оказалось много поспешных описаний, основанных только на отдельных данных. Особенно это касается видов *Torrubiella* и их анаморф. Ярким примером этого можно считать *T. arachnophila*. Впервые название этого гриба упоминается Зекстером (Thaxter, 1914), указывающим, что некоторые виды *Aschersonia*, которые часто встречаются на пауках и листьях, могут оказаться несовершенными стадиями *Cordyceps* (*Torrubiella*) *arachnophila* и сами виды *Aschersonia* должны быть отнесены к *Isaria* (*Gibellula*). Однако никакого описания, кроме этого замечания, у Зекстера нет. Позже гриб был описан Д. Джонстоном на пауках, собранных на Кубе (Johnston, 1915). Сам автор не был уверен в его принадлежности к роду *Cordyceps*, куда он отнес его, и писал, что гриб найден совместно с конидиальными стромами *Gibellula* и может оказаться *Torrubiella*. Описание было сделано не по существующим правилам, поэтому авторское право его на анд считалось спорным. Хранящиеся в коллекциях образцы, собранные Д. Джонстоном, подписанные как *Cordyceps arachnophila*, содержат ряд дополнительных сведений о размерах перитециев и особенно об анаморфе *Gibellula* (*Isaria*) *arachnophila*, но без всякого сравнения с описаниями других авторов. Т. Петч (Petch, 1932) описал на пауках *Torrubiella gibellulae* совместно с анаморфой *Gibellula aganagum*. Это название употреблялось большинством последующих исследователей.

Мейнс (Mains, 1950) занялся ревизией этого вида и пришел к выводу, что представители *Torrubiella* легче отличаются анаморфами. Просмотр гербарных материалов большинства исследователей и анализ собственных сборов дали возможность выделить разновидности этого сложного вида: *T. arachnophila* var. *leiorus* с анаморфой *Gibellula leiorus* и *T. arachnophila* var. *pulchra* с анаморфной стадией *Gibellula arachnophila* var. *pulchra*. Однако у Мейнса нет никаких данных о связи с анаморфой телеоморфы самого вида *T. arachnophila*, хотя ко времени этой ревизии было описано еще несколько видов *Isaria*, *Hirsutella* и *Gibellula* на пауках. В Приморье на пауках также отмечается обилие видов, относящихся к разным таксонам. Довольно часто встречается и *Torrubiella arachnophila* совместно с видом, описанным И. Кобаяши как *Isaria perexigua*. Это дает возможность считать, что анаморфой *T. arachnophila* и есть *Isaria perexigua*, который при более тщательном исследовании оказался *Gibellula*.

Torrubiella arachnophila и *Gibellula perexigua* хорошо отличаются от вариантов (телеоморф и анаморф) не только морфологией, но и хозяйством, поскольку обычно встречаются на более крупных пауках. Предположение С. Балази о несостоятельности вида *Isaria perexigua* Kobayasi и отнесении его к синонимам *Gibellula leiorus* (Vuill.) Mains совершенно не обосновано (Bakauz, 1970).

Gibellula perexigua — гриб довольно редкий, дальневосточный эндем, отмечен только в Приморском крае. Для этого вида было бы особенно интересно установить биологические и экологические особенности, но это еще больше затрудняется из-за невозможности установить точно вид паука, его ареал и экологию. *Torrubiella arachnophila* распространена гораздо менее, чем ее варианты. В естественных условиях отмечалась в августе, при высокой влажности, солнечной погоде и температуре в пределах 28 °С.

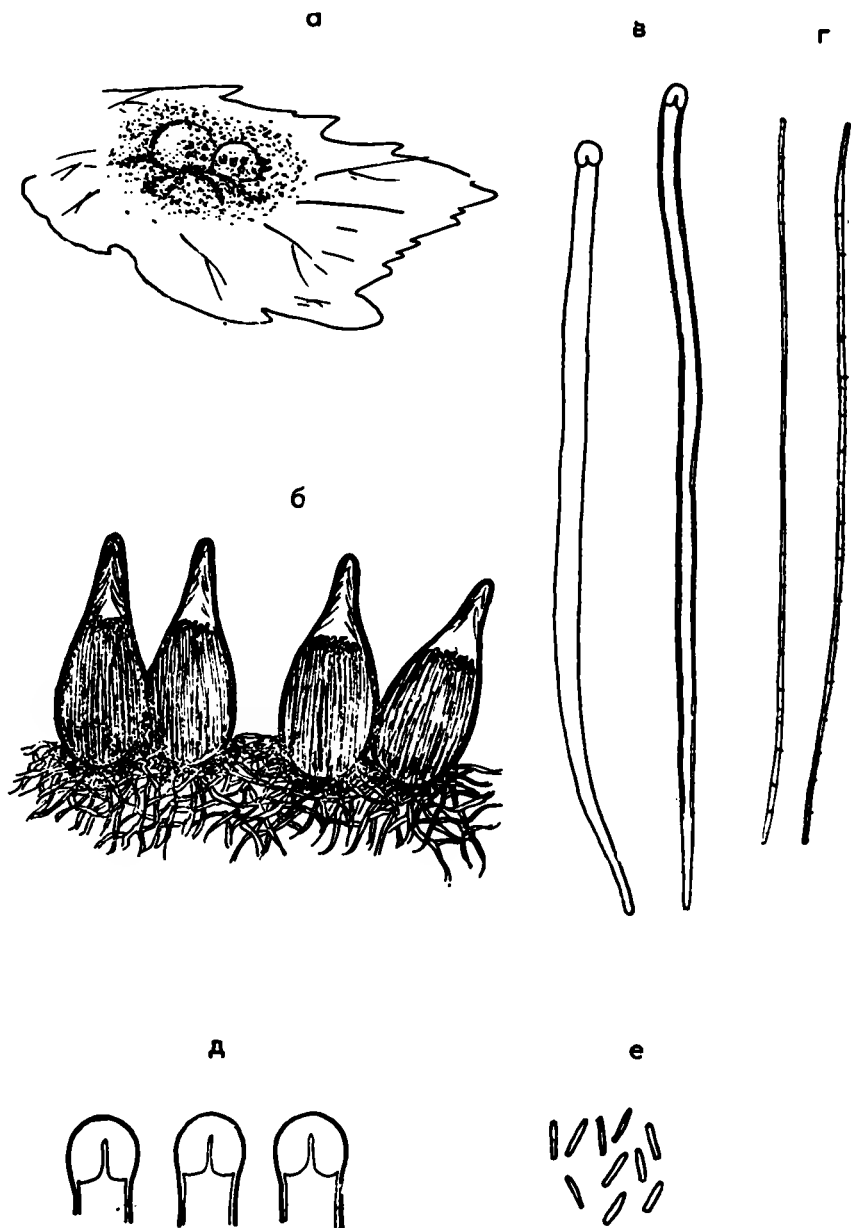


Рис. 5. *Torrubiella gonylepticida*:

а — внешний вид пораженного паука ($\times 1$); б — продольный срез через перитеции ($\times 80$); в — аски ($\times 660$); г — аскоспоры ($\times 1100$); д — головки асков ($\times 1100$); е — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$).

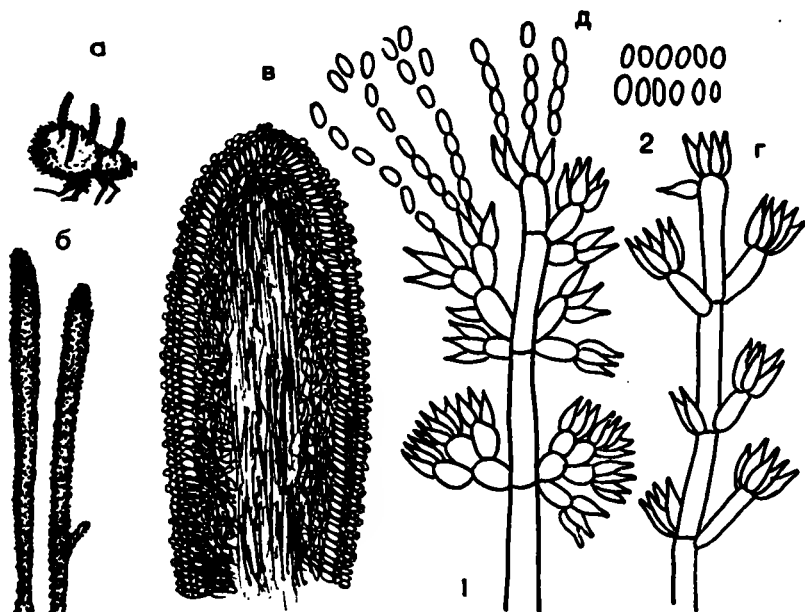


Рис. 6. *Paecilomyces longipes*:

а — пораженный паук ($\times 1$); б — отдельные стромы; в — продольный срез через коремлю ($\times 10$); г — конидиеносцы ($\times 600$); д — конидии: 1 ориг. ($\times 600$), 2 — по Samson, 1974.

2. *T. gonylepticida* (Möller) Petch (рис. 5), Trans. Mycol. Soc., 1924, 9, 1 : 108—128. Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 120. Syn.: *Torrubia gonylepticida* Möller, Schimpers Bot. Mit. Tropen, 1901, 9 : 319.

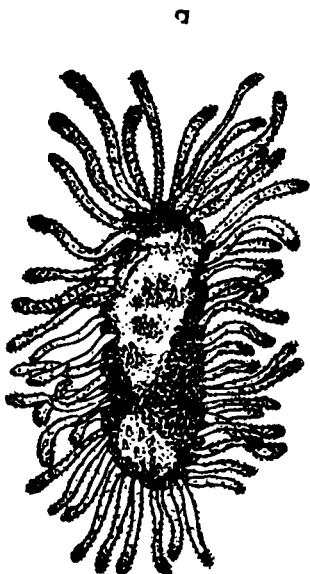
Строма белая, нежная, покрывает все брюшко и ножки паука, а также часть субстрата радиально вокруг него на 1—2 см. Гифы тонкостенные, слабосептированные, 2—3 мкм толщ. Перитеции скученные, группами по два — шесть располагаются в центре колонии, сначала желтые, при старении оранжево-красные, с толстыми плектенхиматозными стенками до 16 мкм толщ., полупогруженные или почти поверхностные, бутылчатые, $300-400 \times 150-220$ мкм. Аски удлиненно-цилиндрические, с полушаровидной головкой 5—6 мкм выс., с утолщенными стенками. Аскоспоры нитевидные, 1,5—2 мкм толщ., при созревании распадаются на отдельные цилиндрические клетки 6—10 мкм дл.

Анаморфа — *Paecilomyces longipes*.

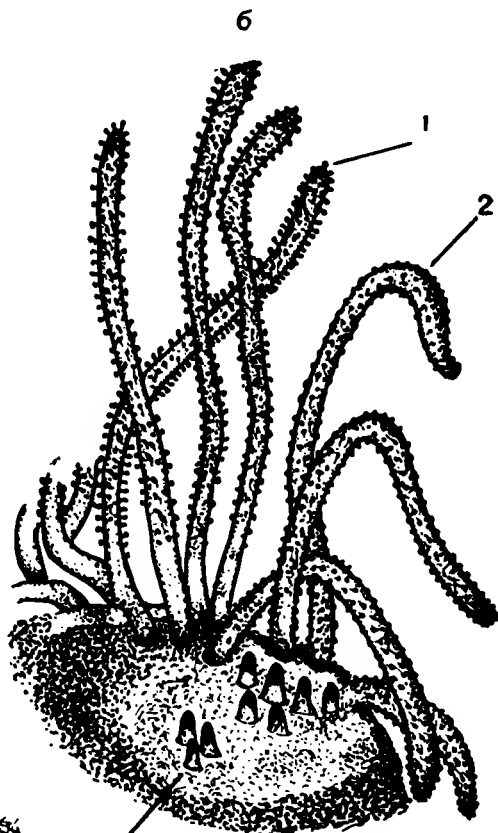
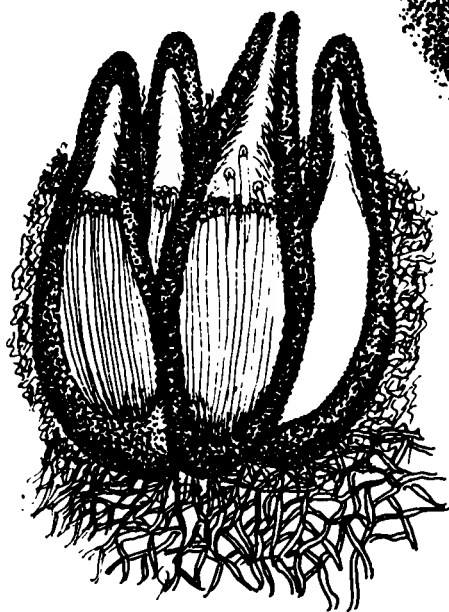
Paecilomyces longipes (Petch) Brown et Smith (рис. 6), Trans. Br. mycol. Soc., 1957, 40 : 75.

Syn.: *Spicaria longipes* Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1937, 21 : 51.

Налет нежный, белый, покрывает все тело и ножки паука. Плотные скопления конидиеносцев появляются сначала на брюшке, а потом и на ножках, налет становится порошашим. Кроме слоя конидиеносцев образуются еще и коремальные стромы, цилиндрические



в



3

или булавовидные, прямые или слегка изогнутые, простые или с небольшими ответвлениями, кремоватые, с мучнистым налетом, при старении становятся серовато-кремовыми, до 2,5 см выс. и 1 мм толщ. Конидиеносцы прямостоячие, бесцветные, в массе кремовато-желтые, до 360 мкм выс., с центральным основанием до 3 мкм в диам., несущим две или три кисточки со стеригмами. Профиалиды яйцевидные или цилиндрические, заостренные на вершине, $5-7 \times 2,5-3$ мкм, фиалиды бутылчатые, с длинной шейкой, $9 \times 2,5$ мкм, бесцветные. Конидии узкояйцевидные, $2-5 \times 1,5-3$ мкм или полушаровидные, 2-3 мкм в диам., в цепочках.

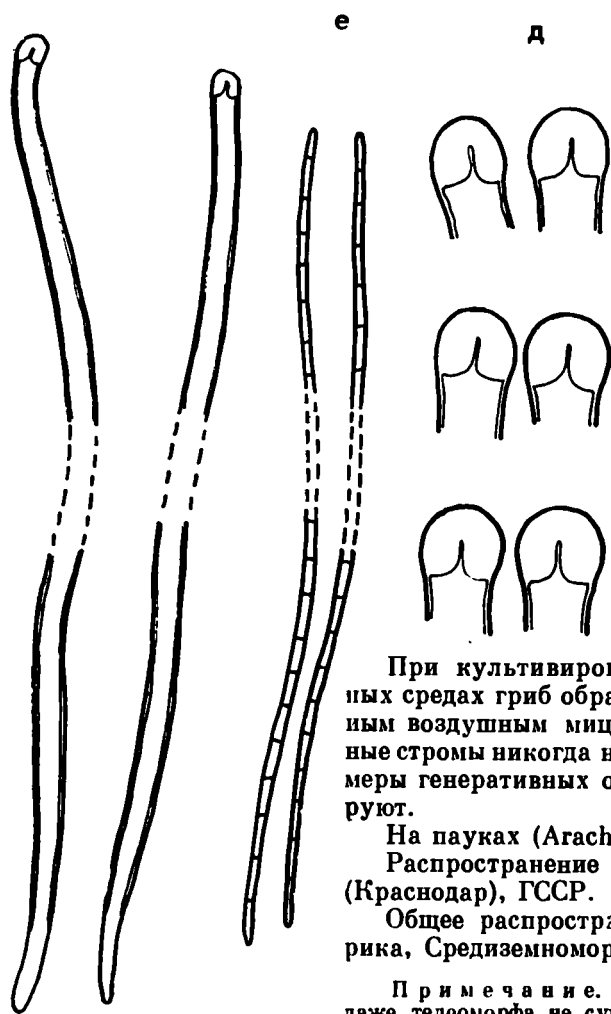


Рис. 7. *Torrubiella leiopus*:

а — коремии и перитеции на пауке ($\times 10$); б — часть поверхности с коремиями функционирующими (1), поллюкциями, уже отспоросившими (2) и перитециями (3), образующимися у основания отспоросивших коремий ($\times 20$); в — перитеции, погруженные в сплетение гиф ($\times 10$); г — аски ($\times 660$); д — головки асок ($\times 1100$); е — отдельные аскоспоры ($\times 1100$).

При культивировании на искусственных средах гриб образует колонии с обильным воздушным мицелием, но коремияльные стромы никогда не формируются, а размеры генеративных органов сильно варьируют.

На пауках (Arachnoidea).

Распространение в СССР: РСФСР (Краснодар), ГССР.

Общее распространение: Южная Америка, Средиземноморье.

П р и м е ч а н и е. Вид довольно редкий, но даже телеоморфа не существует в естественных условиях. Встречается чаще аноморфа, реже совместно, однако телеоморфа нами не отмечена.

Р. Самсон (Samson, 1974) считает *Paecilomyces longipes* синонимом *P. farinosus* (Holm ex S. F. Gray) Brown et Smith, хотя в обсуждении приводит данные о разнице этих видов по размеру конидий, которая находится в возможной амплитуде колебаний для вида. Можно сомневаться в родовой принадлежности этого вида, но не в том, что это отчетливо выраженный отдельный вид. Для него характерны хорошо отличающиеся от *P. farinosus* коремияльные стромы, а также экология.

3. *T. leiopus* (Mains) Y. Kobayasi et Shimizu (рис. 7), Kew Bull., 1976, 31, 3 : 564, fig. 6, 7.

Сын.: *Torrubiella arachnophila* (Johnst.) Mains var. *leiopus* Mains, Mycologia, 1950, 42, 2 : 318. Коваль, Опред. энтоморф. грибов СССР, 1974 : 120.

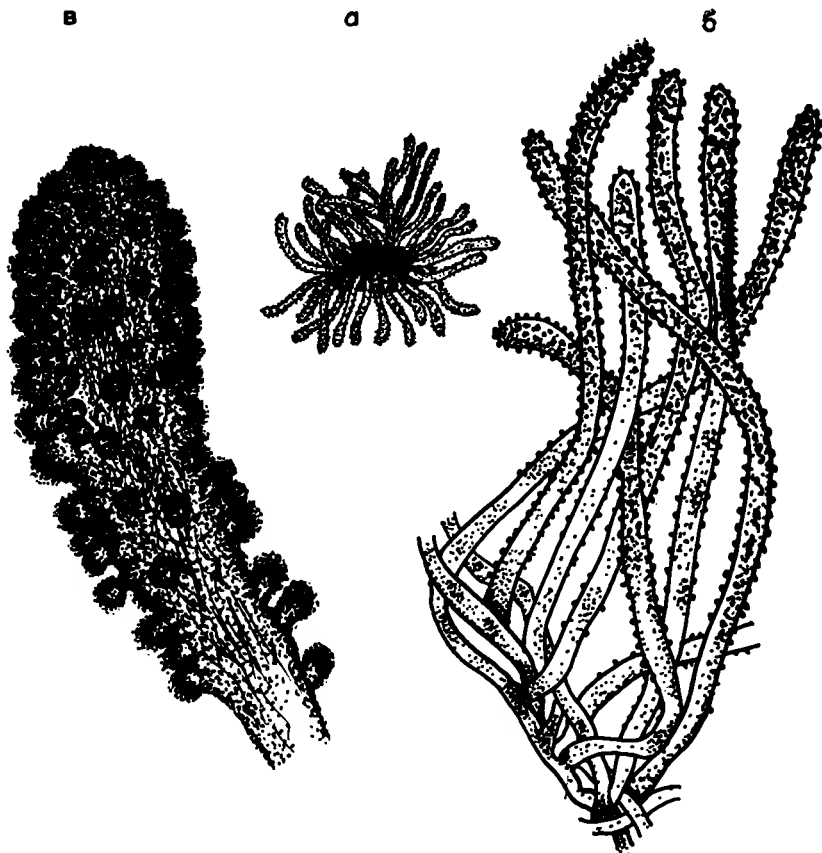


Рис. 8. *Gibellula leiopus*:

а — коремия на паутке ($\times 10$); б — отдельные коремии ($\times 20$); в — поверхность коремии ($\times 100$); г — продольный срез через коремию ($\times 100$); д — оригинал, е — по Maina, 1950; ж — конидиеносцы ($\times 600$); з — конидии ($\times 900$).

Стромы беловато-желтые, серовато-желтые, кремоватые или кремово-охристые, войлочные или паутинистые. Перитеции охристые, яйцевидные, $550-900 \times 230-350$ мкм. Аски цилиндрические, $400-600 \times 5-6$ мкм. Аскоспоры нитевидные до $1,5$ мкм шир., по длине почти равны аскам, с многочисленными перегородками, с почти шаровидными головками $4-5$ мкм выс., распадаются еще в аске на отдельные цилиндрические клетки $4-10$ мкм дл.

Перитеции образуются у основания отспороносивших стром анаморф, которые становятся сморщенными и поникшими.

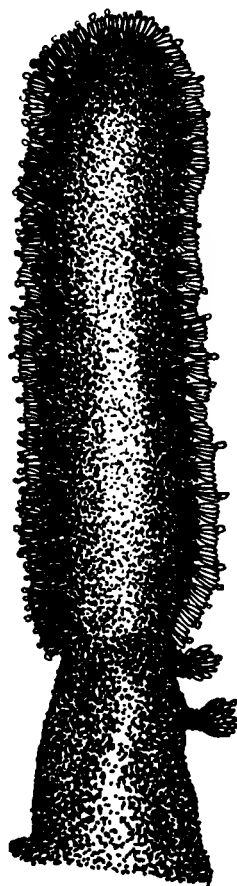
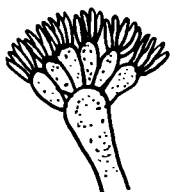
Анаморфа — *Gibellula leiopus*.

Gibellula leiopus (Vuillemin in Maublanc) Mains (рис. 8), *Mycologia*, 1950, 42, 2 : 306—321. Коваль, Бот. мат. отд. спор. раст., 1963, 16 : 104—108; Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 187; Нов. систем. высш. и низш. раст., 1976 : 209—212; Balazy, *Acta mycologica*, 1970, 6, 1 : 72—76; Kobayasi, Shimizu, *Kew Bull.*, 1976, 31, 3 : 564, fig. 6.



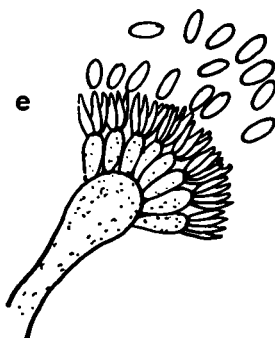
1

д



2

е



Syn.: *Gibellula arachnophila* f. *leiopus* Vuill. apud Maublanc, Bull. Soc. Mycol. France, 1920, 3b : 42

Налет топковойлочный, белый, желтый, кремоватый, кремово-желтый, желто-серый, дымчато-кремовый или кремово-охристый, что определяется, очевидно, возрастом и освещением в условиях обитания, обволакивает все тело паука так, что сохраняются только его контуры. На лапках налет тончайший, состоит всего из двух-трех слоев гиф. Гифы 3—4 мкм в диам., тонкостенные, при старении с крупнозернистым содержимым и каплями жира, которые хорошо красятся суданом IV. Внутри полость пронизана такими же гифами, но иногда встречаются мумифицированные экземпляры. Клетки тканей при этом продольно-овальные, в верхних слоях сплюснутые, 10—12 мкм выс., и 16—20 мкм шир., кремовые. Коремии густо расположены на самом теле паука, обычно их 12—30, реже — 8—10 или 40—70, цилиндрические, булавовидные или с неправильно шаровидной головкой на верхушке, одноцветные с мицелием, при ярком освещении с фиолетовым оттенком.

На продольном срезе можно выделить два слоя коремии. Верхний состоит из гиф с клетками 2,5—3 мкм в диам., но на некоторых участках они более крупные — до 4,5—5 мкм в диам., с отчетливо выраженными оболочками до 0,7—1 мкм толщ., иногда с небольшой шероховатостью, гифы этого слоя разветвленные, с ответвлениями 2—7 мкм дл., которые отделяются от основной гифы утолщенными перегородками. Внутренний слой состоит из более тонких гиф 1,7—2,5 мкм толщ., неразветвленных, слабосептированных, с длиной клеток до 35—50 мкм. Конидиеносцы одноклеточные, утолщенные на верхнем конце в виде дубинки или почти овальные, 9—14 мкм дл., 4—4,5 мкм толщ. у основания и 6,5—10 мкм у вершины, напоминают по структуре бивертициллярный тип конидиеносцев у пенициллиев. Профиалиды цилиндрические или дубинковидные, в пучках, по пять — десять на верхушке каждого из конидиеносцев, 8,5—10 × 4—6,2 мкм. Фиалиды цилиндрические по три — шесть на каждой из профиалид, 6—9,2 × 2,3—3 мкм или реже одиночные, 10 × 3,2 мкм. Конидии, как и конидиеносцы, бесцветные, яйцевидные, овальные или короткоэллиптические, 3,5—6 × 1,9—3 мкм, гладкие, иногда с каплями жира, одиночные или в коротких цепочках. При изготовлении препарата лучше сразу добавлять каплю спирта или эфира и красить метиленовой синькой.

На пауках (Agachnidae) с листьев различных растений.

Распространение в СССР: телеоморфа — РСФСР (Краснодарский край: окр. г. Адлера, Совхоз «Южные культуры», в оранжереях; Приморский край); анаморфа — Прибалтика, БССР (Беловежская пуца), УССР (Закарпатская обл.), РСФСР (Приморский край. Хабаровский край, о-в Сахалин, Курильские о-ва).

Общее распространение: Северная и Южная Америка, Япония, Чехословакия, Польша.

Примечание. В условиях нашей страны самый распространенный вид из родов *Torgubiella* и *Gibellula* на пауках. Встречается в большом количестве в естественных условиях в умеренной зоне в период сочетания высокой влажности и температуры не ниже 20 °C. Обычно отмечался в летние месяцы.

Гриб поражает маленьких паучков, которые настолько разрушены, что установить их таксономическую принадлежность невозможно. Пораженные грибом паучки располагаются на нижней стороне листьев различных деревьев и кустарников. О его патогенности пока нет определенного мнения. Его нельзя считать ни сапрофитом, ни даже некрофитом, поскольку встречается он только на определенных видах пауков и в строго определенных условиях. Несомненно, что вид играет значительную роль в биоценозах.

В литературе название вида цитируется не совсем точно, очевидно, вследствие того, что Мейнс употребляет при критическом пересмотре название «plei-

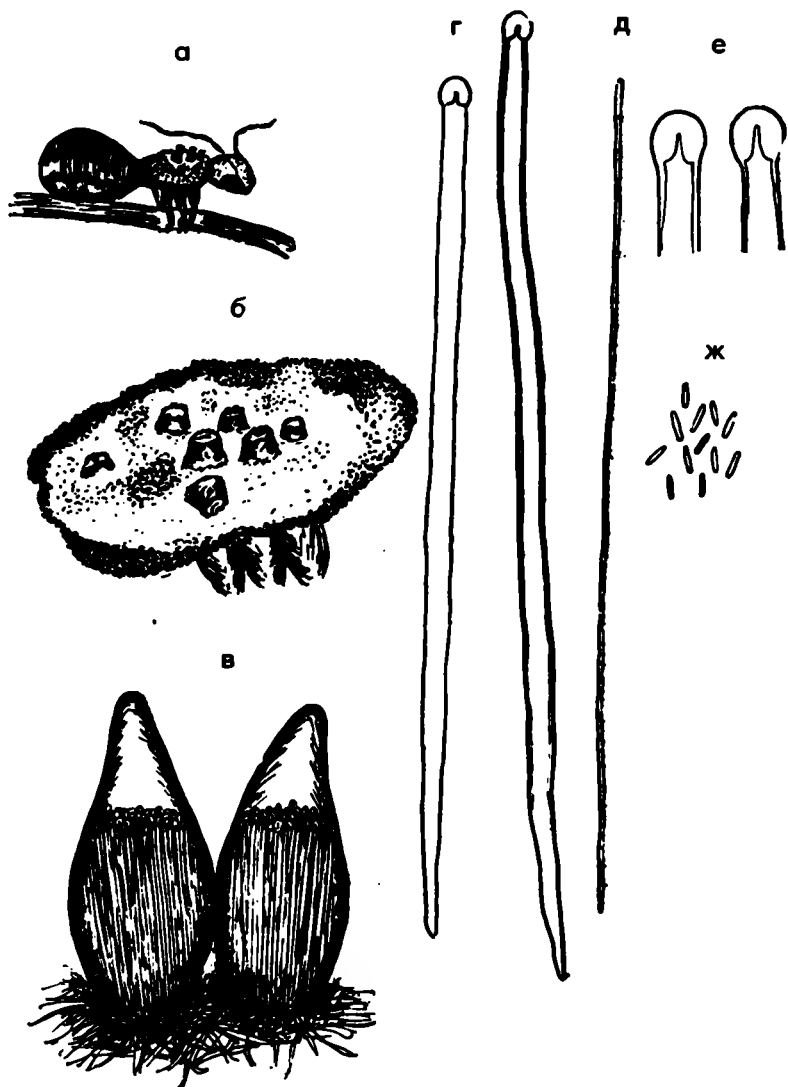


Рис. 9. *Torrubiella liberiana*:

а — внешний вид пораженного муравья ($\times 3$); б — перитиции ($\times 20$); в — продольный срез через перитиции ($\times 80$); г — аски ($\times 660$); д — аскоспоры ($\times 660$); е — головки асков ($\times 1100$); ж — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$).

opus», а не «leiopus», как было у первоначальных авторов. Поскольку Мейвис является автором новых комбинаций, описанных согласно Кодексу, то и употребление этих названий можно было бы считать правильным. Однако здесь совершенно очевидно типографская опечатка, поскольку «pleiopus» — бессмысленное слово, тогда как «leiopus», данное Вудлеймином, образовано от слов «lei» — гладкий и «pus (pod)» — нога, что соответствует внешнему виду гриба. Поэтому «pleiopus» надо рассматривать не как новое название, данное Мейвисом, а как название, данное Вудлеймином, но искаженное при издании. В дальнейшем допустимо употребление только эпитета «leiopus».

Что же касается объема этого вида, то вполне возможна его трактовка не как формы *T. agaschnophila*, а самостоятельво, с чем мы соглашаемся.

4. *T. liberiana* Mains (рис. 9), *Mycologia*, 1949, 41, 3 : 306. Коваль, *Опред. энтомоф. грибов СССР*, 1974 : 120.

Стромы белые или слегка серовато-красноватые, располагаются на поверхности насекомого отдельными участками по линиям сегментов, войлочные. Гифы бесцветные, тонкостенные, с частыми перегородками, 3—5 мкм толщ. Перитеции светло-коричневые, скученные, группами, почти поверхностные, располагаются основанием на тесно сплетенных гифах, прямые, яйцевидные, с широким округлым отверстием, 300—400 × 140—200 мкм. Аски удлинено-цилиндрические, 200—210 × 3—4 мкм, толкостенные, но у верхушки с утолщением стенок до 2 мкм, головки асков полушаровидные, 5—6 мкм выс. Аскоспоры бесцветные, нитевидные, 0,5—0,7 мкм толщ., почти такой же длины, как аски, с многочисленными перегородками, при созревании распадаются на отдельные клетки 3—4 мкм дл.

Анаморфа — *Hirsutella liberiana*.

Hirsutella liberiana Mains (рис. 10), *Mycologia*, 1949, 41, 3 : 306. Коваль, *Опред. энтомоф. грибов СССР*, 1974 : 191.

Мицелий белый, войлочный, выступает на поверхность насекомого в виде отдельных участков из трещин по сегментам различных частей

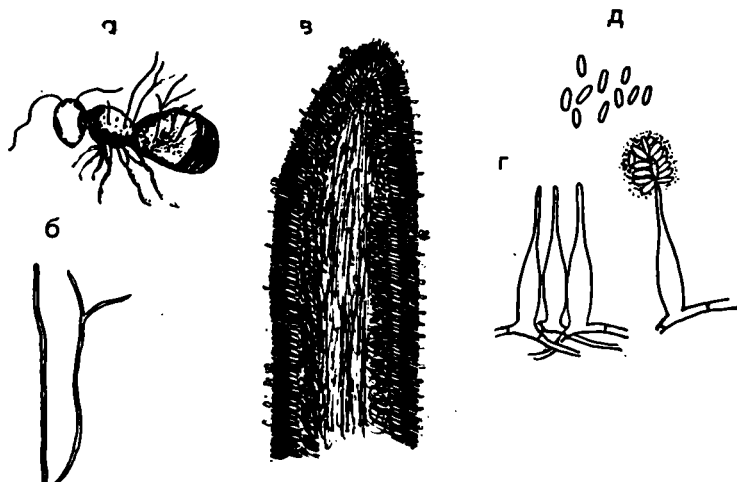


Рис. 10. *Hirsutella liberiana*:

а — внешний вид пораженного муравья (×3); б — мицелий (×10); в — продольный срез через мицелий (×140); г — конидиеносцы (×1100); д — конидии (×1100).

тела муравья. Гифы бесцветные, тонкие, 3—5 мкм, густосептированные. Коремии немногочисленные, скученные, очень тонкие, слегка паутинистые, белые или грязно-белые, 3 мм выс. до 100 мкм шир., слегка расширенные кверху, иногда у вершины слабо разветвленные. Фиакиды рассеянные или скученные, образуются на коротких одноклеточных отростках гиф внешнего слоя коремий, у основания перетеновидно-удлиненные, 8—12 × 3 мкм, верхняя часть вытянута в заостренные стеригмы 10—14 мкм дл. Конидии цилиндрические, закругленные с обоих концов, 3—4 × 71 мкм, образуются на каждой стеригме небольшими группами, скрепляющимися слизью. На этих же участках мицелия, почти у основания конидиальных стром, образуются перитеции и функционируют одновременно.

На муравьях (р. *Formica*, Hymenoptera), среди подстилки.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский, Хабаровский край, Курильские о-ва).

Общее распространение: Южная Америка, Либерия.

П р и м е ч а н и е. В Приморье виды грибов на муравьях так же обычны, как и на пауках. Это обилие их приводит к значительным трудностям при идентификации, особенно если встречаются близкие виды и только в конидиальной стадии. Виды *H. liberiana* и *H. formicarum* Petch можно считать сходными, они больше отличаются внешне, чем морфологически, поскольку в литературе приводится довольно большая амплитуда колебаний в размерах и форме конидий второго вида (Petch, 1924, 1934; Kobayasi, 1941). Поэтому важным критерием при разграничении их является обнаружение теломорф. На муравьях описан только один вид *Torrubiella*. Автор его Э. Мейнс (Mains, 1949) отмечает, что *T. liberiana* и *H. liberiana* обнаружены им вместе, и это дает основание предполагать их связь. Однако им же при просмотре коллекций других исследователей были обнаружены коремии этого вида *Hirsutella* совместно с *Cordyceps australis*, для которого известна анаморфа, относящаяся к роду *Gibellula* и обнаруживаемая в этих же образцах.

Необходимо отметить, что вид *T. liberiana* очень редкий, встречается только в долинных лесах в солнечный период при температуре не ниже 25 °C. Намо собран дважды: в одном образце имеются только конидиальные спороношения, а в другом — и те, и другие. Виды рода *Cordyceps* в этих районах обитают в других ассоциациях.

5. *T. luteostrata* Zim (рис. 11), Centralblatt. f. Bakt., 1901, 7 : 872. Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1923, 9, pt. 1—2: 118—120, fig. 2—5; Dingley, Trans. Roy. Soc. New Zealand, 1953, 81, 3 : 341; Коваль, Опред. автомоф. грибов СССР, 1974 : 121, рис. 108; Kobayasi, Journ. Jap. Bot., 1981, 56, 1 : 4—5, fig. 6.

Syn.: *Torrubiella brunnea* Kiessler, Ann. Myc., 1909, 7 : 292.

Строма непранильной формы, поверхностная, ватообразная, обволакивающая хозяина полностью, до 5 мм, бледно-охристая или вино-красно-коричневая, яркая. Гифы обычно пигментированные, тонкостенные, слабосептированные, 2—4 мкм толщ. Перитеции поверхностные или полупогруженные в строму, кремовые или коричневатовинно-красные, яйцевидные или обратнойцевидные, 700—800 × × 250—300 мкм с сосочковидным охристым устьищем. Перитецвальные стенки 20—40 мкм толщ., прозенхиматозные, гифы поверхностного слоя 3—5 мкм толщ., пигментированные и сплюсненные, гифы нижнего субгимениального слоя — бесцветные, 2—4 мкм толщ. Аски цилиндрические, нитевидные, 285—390 × 7,5—10 мкм, у верхушки

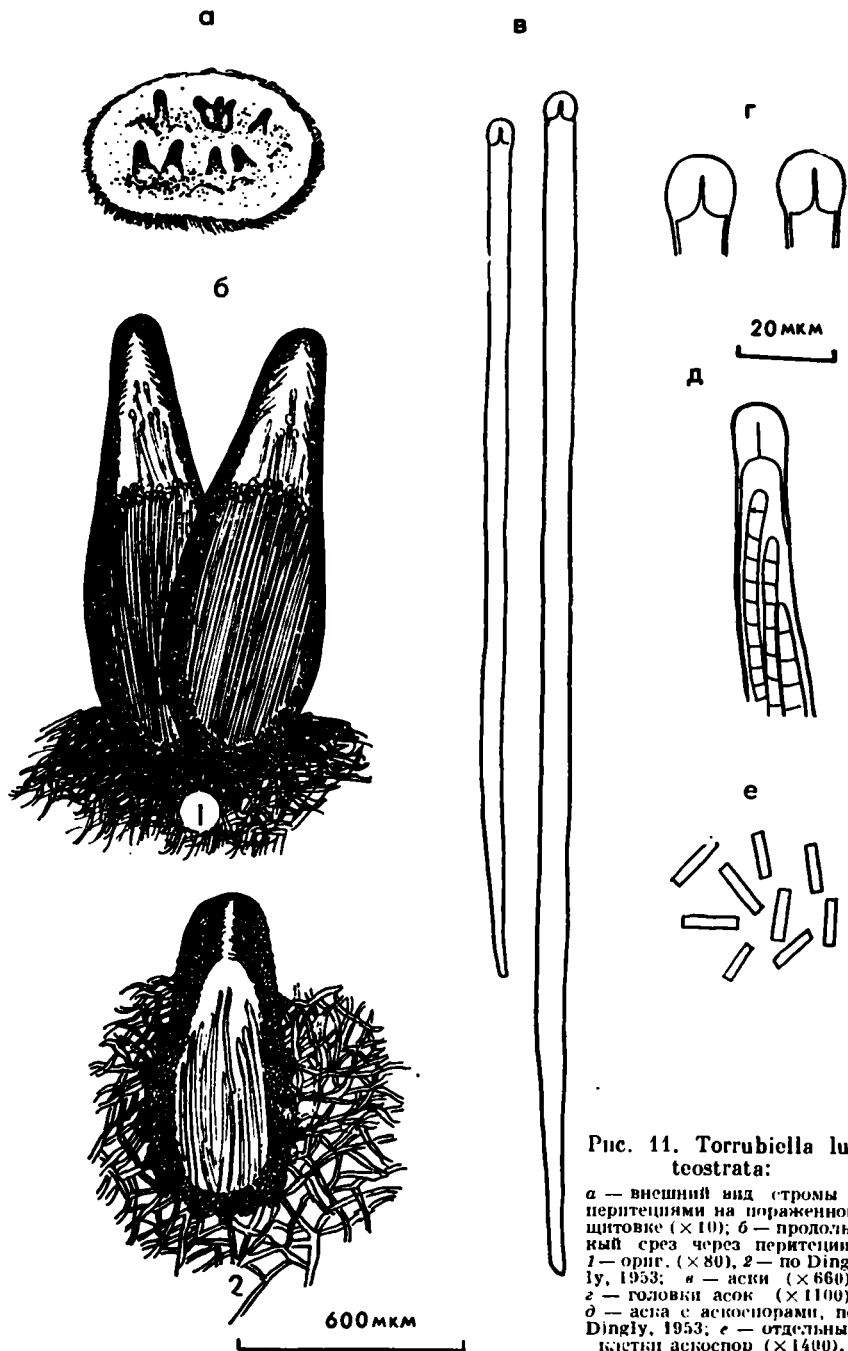


Рис. 11. *Torrubiella luteostrata*:

a — внешний вид стромы с перитециями на пораженной щитовке ($\times 10$); *б* — продольный срез через перитеции: *1* — орг. ($\times 80$), *2* — по Dingli, 1953; *в* — аски ($\times 660$); *г* — головки асок ($\times 1100$); *д* — аска с аскоспорами, по Dingli, 1953; *е* — отдельные клетки аскоспор ($\times 1400$).

расширяющиеся в шаровидную головку 6—8 мкм в диам., разделенную продольным каналом, 4—8-споровые. Аскоспоры бесцветные, цилиндрические, прямые, $220-350 \times 1,5-3$ мкм с многочисленными перегородками располагаются внутри аски лентовидной плотной полоской, распадаются на цилиндрические клетки 5—6 мкм дл.

На запятовидной щитовке (*Lepidosaphes ulmi*, Homoptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Амурская обл.).

Общее распространение: о-ва Сейшельские, Шри-Ланка, Ява, Самоа; Новая Зеландия.

Примечание. Вид чрезвычайно редкий у нас в стране и известный только по двум местонахождениям из Амурской обл. Возможность сравнить *T. luteostrata* с другими видами рода *Torrubiella* впервые предоставилась Т. Петчу, который провел их ревизию и отнес *T. brunnea* Kiessl. к *T. luteostrata* (Petch, 1923). Т. Петч отмечал, что пигментация при идентификации имеет небольшое значение и разграничение этих видов на ее основании, а также на основании выделения белого поверхностного слоя стром не достоверно.

Д. Дингли (Dingley, 1953) считает гриб паразитом. На наших образцах отмечались довольно незначительные участки поражения щитовок, что не позволяет делать какие-либо выводы.

Всеми исследователями отмечается только телеоморфа, о связи с анаморфой никаких предположений нет.

6. *T. paucillata* Petch. (рис. 12), Trans. Br. mycol. Soc., 1924, 9, pt. 1 : 108—128. Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 120.

Строма покрывает насекомое, нежная, белая. Перитеции бутылчатые или ампуловидные, 600×250 мкм, частично свободно погружены в мицелий, желто-янтарного цвета, гладкие, при подсушивании слегка сморщенные. Аски цилиндрические, головчатые, $280-330 \times 5$ мкм, аскоспоры нитевидные, 1 мкм в диам., такой же длины, как и аски, с перегородками на расстоянии 7—9 мкм; при созревании распадаются на отдельные клетки.

На личинках хризопид (Chrysopidae, Neuroptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Черноморское побережье Кавказа), УССР (Южный берег Крыма).

Общее распространение: Южная Америка.

Примечание. Вид довольно распространен вдоль Черноморского побережья Крыма и Кавказа, но встречается лишь на единичных особях. Объем вида не вызывает сомнения, хотя в литературе о нем дополнительных сведений нет.

7. *T. pulchra* (Mains) Koval, comb. nova (рис. 13).

Syn.: *Torrubiella arachnophila* (Johnston) Mains. var. *pulchra* Mains, Mycologia, 1950, 42, 2 : 316. Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 120; *Cordyceps (Torrubiella) arachnophila* Johnston var. *pulchra*, Mains, Moureau, Lejeunia, 1961 : 15 : 7.

Налет желтый, яркий или белый с желтоватым оттенком, паутинистый, обволакивает все тело паука. Гифы тонкостенные, 1,5—3 мкм толщ., разветвленные. Перитеции скученные, желтые, но ярче мицелия, с более темными верхушками, при старении слегка буреют и хорошо выделяются на фоне стромы; сначала погруженные, потом почти поверхностные, яйцевидные, $900-1200 \times 300$ мкм. Аски цилиндрические, $600-660 \times 5-7$ мкм, с шаровидной головкой 6—7 мкм выс.

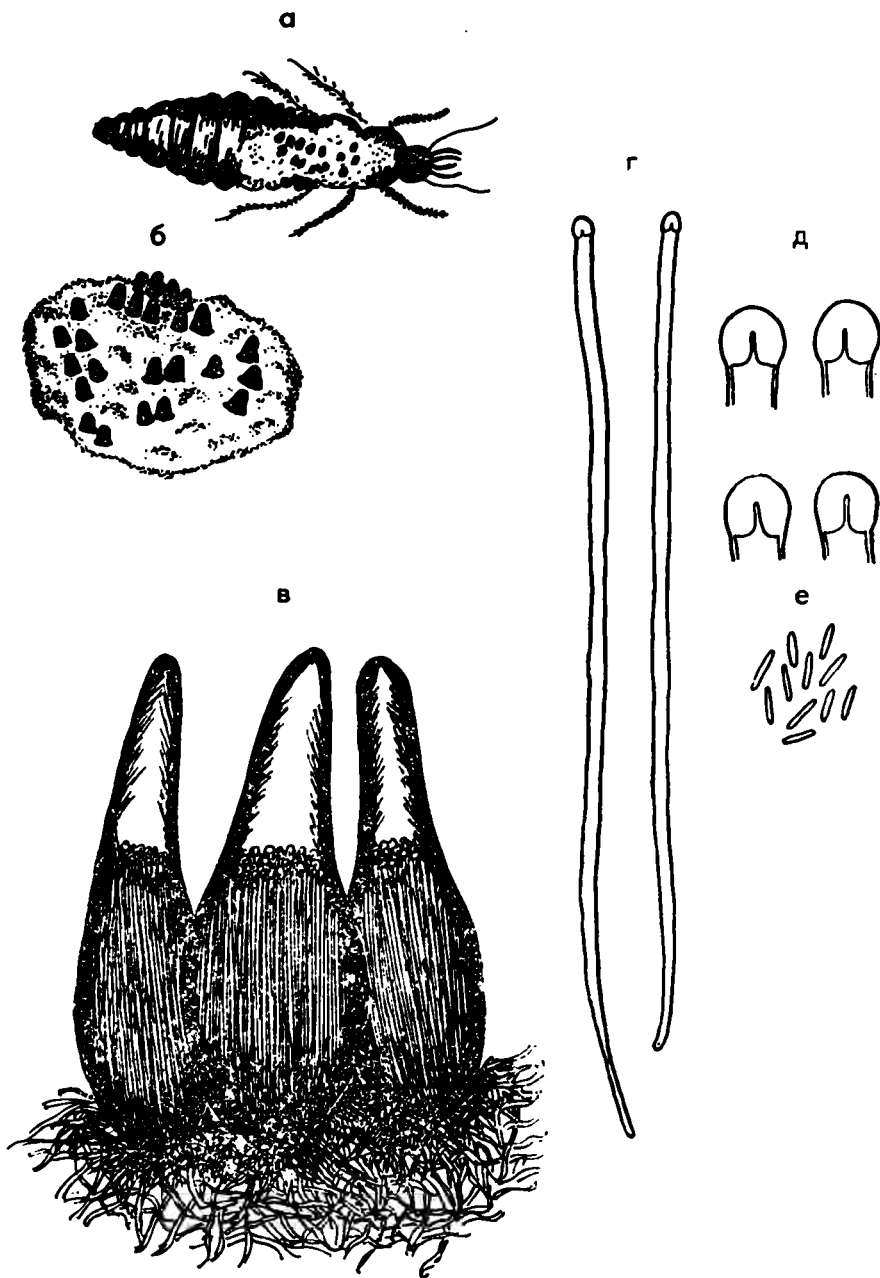


Рис. 12. *Torrubiella paxillata*:

а — пораженное насекомое ($\times 10$); б — внешний вид стромы с перитециями ($\times 5$); в — продольный срез через перитеции ($\times 80$); г — аски ($\times 660$); д — головки асков ($\times 1100$); е — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$).

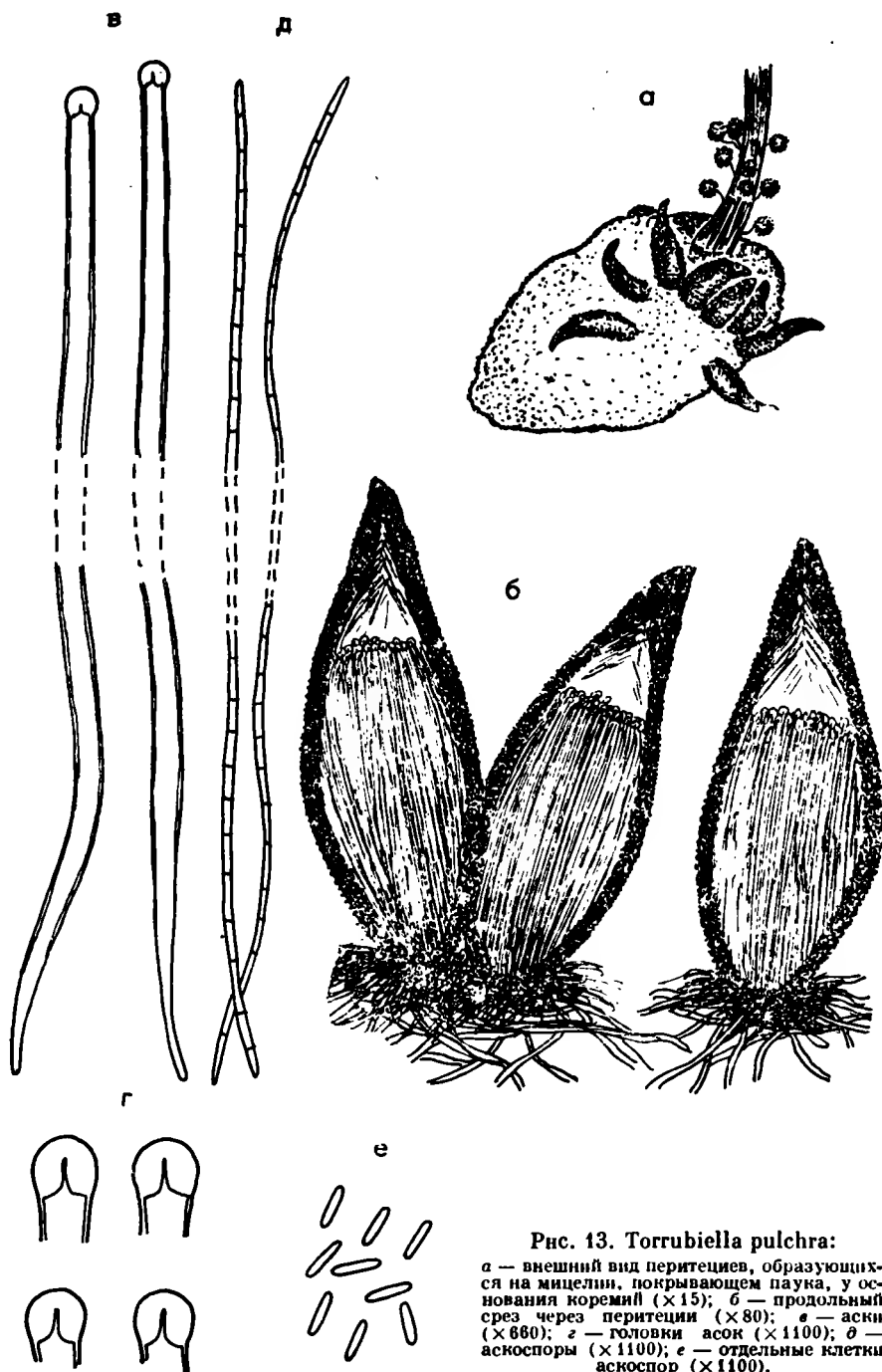


Рис. 13. *Torrubiella pulchra*:

а — внешний вид перитециев, образующихся на мицелии, покрывающем паука, у основания коремий ($\times 15$); б — продольный срез через перитеции ($\times 80$); в — аски ($\times 880$); г — головки асков ($\times 1100$); д — аскоспоры ($\times 1100$); е — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$).

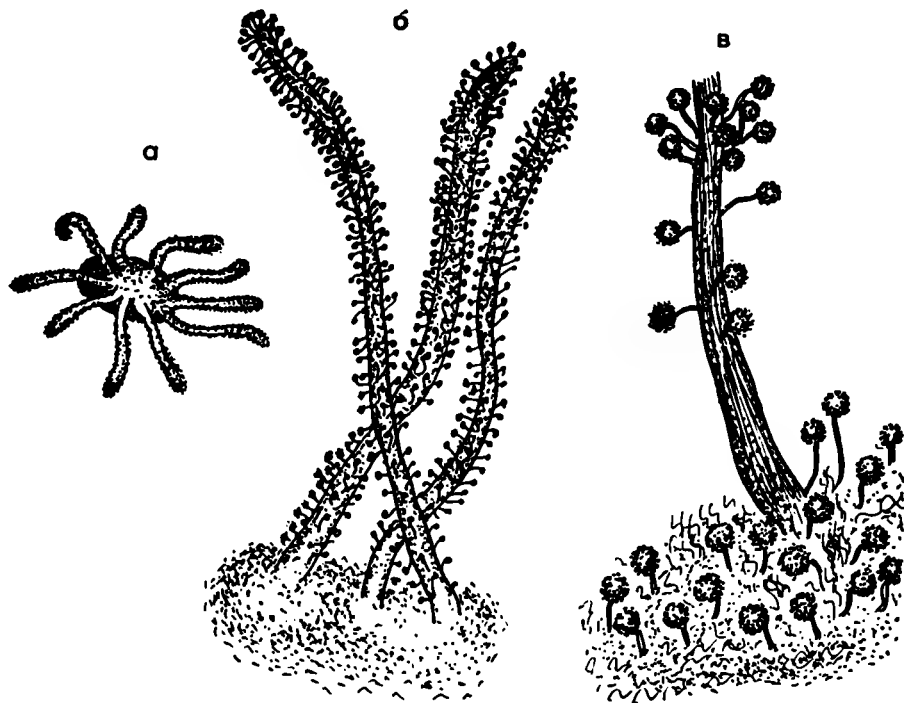


Рис. 14. *Gibellula pulchra*:

а — внешний вид корней на паутке ($\times 5$); б — отдельные корни ($\times 15$); е — основание корней и часть мицелия, покрывающего поверхность паука, с конидиеносцами ($\times 100$); з — часть корней с конидиеносцами ($\times 75$); д — конидиеносцы ($\times 150$); е — молодой конидиеносец, по Samson, Evans, 1973; ж — верхушки конидиеносцев ($\times 720$); з — филиды ($\times 1100$); и — конидии ($\times 1100$) (ж-и — по Kobayasi, 1941).

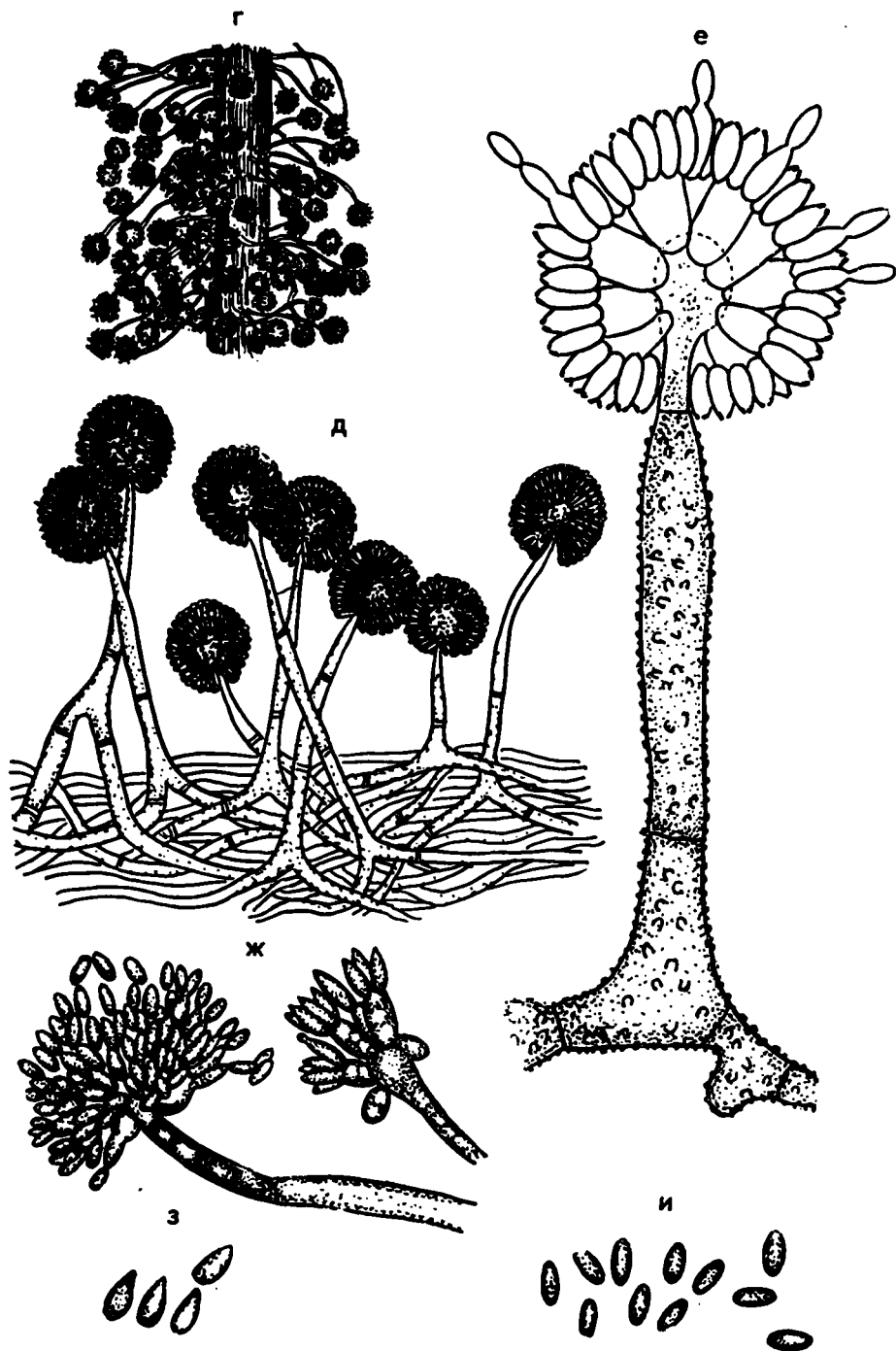
Аскоспоры нитевидные, с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные цилиндрические клетки 5—6 мкм дл.

Анаморфа — *Gibellula pulchra*.

Gibellula pulchra (Sacc.) Cavara (рис. 14), Att. Instit. Bot. Univ. Pavia Ser. 11, 1894 3 : 347.

Syn.: *Corethrospis pulchra* Sacc., *Michelia*, 1877, 1 : 83. *C. australis* Speg., An. Soc. Cient. Arg., 1882, 13 : 24; *Gibellula suffulta* Speare, *Phytopath.*, 1912 : 2 : 137; *G. arachnophila* Johnston, Bul. Porto Rico Insular Exp. Sta., 1915, 10 : 24, not *Gibellula arachnophila* (Ditm.) Vuill., Bull. Soc. Mycol. Fr., 1911, 27 : 75—82; *G. arachnophila* f. *macropus* Vuill. apud Maublanc, Bul. Soc. Mycol. France 1920 : 36 : 41; *G. haygarthii* Bijl, Trans. Roy. Soc. S. Africa, 1922, 10 : 149; *G. araneorum* (Schw.) H. Syd., Engler's Bot. Jahrb., 1922, 92 : 321; *G. suffulta* Speare, *Phytopath.*, 1912, 2 : 135—137.

Мицелий обволакивает все тело насекомого, образует белый, хлопьевидно-пленчатый налет, довольно ломкий. Гифы налета бесцветные, разветвленные, 1,5—3 мкм толщ. Корешки многочисленные, располагаются по всему сплетению мицелия, скученные, нитевидные или цилиндрические, слегка расширенныеверху, простые, прямые



или чуть изогнутые, 3—9 мм выс., 100—300 мкм толщ. в нижней части и 200—400 мкм толщ. в верхней, сначала белые, потом желтые, с возрастом желто-коричневые, при высыхании фиолетово-коричневые или красноватые, но с мучнистым налетом.

Конидиеносцы возникают на гифах коремий без заметной локализации по всей поверхности их или на отдельных разветвлениях коричневатых и шероховатых гифах, образующих тонкие сетчатые сплетения, 150—600 × 7—12 мкм, септированные, нижние три — пять клеток коричневые, шероховатые, верхние — бесцветные, гладкие, 2—3,5 мкм толщ., вытягиваются в тонкую шейку, переходящую в широкоэллипсоидную или полуяйцевидную головку 6,4—10 мкм шир., на которой формируются около 12 полуяйцевидных профиалид 6—12 × 4—6 мкм, на вершине каждой из них возникают пучки фиалид по шесть — восемь в каждом. Фиалиды удлинненно-булавовидные, 6—10 × 2—3 мкм. Профиалиды и фиалиды образуют шаровидные головки 30—42 мкм в диам. Конидии веретеновидные или веретеновидно-эллиптические, 2,5—6,4 × 1,5—2,5 мкм, образуются на концах фиалид по одной, реже в коротких цепочках.

На пауках (Arachnidae), обычно умирающих на листьях различных растений.

Распространение в СССР: телеоморфа — РСФСР (оранжереи на территории ВДНХ, Москва), УССР (оранжереи Ботанического сада им. акад. Фомина, Киев); анаморфа — РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Северная, Центральная и Южная Америка, Гавайские о-ва, Новая Гвинея, Япония.

Примечание. Этот вид один из самых распространенных в Южной Америке, однако у нас в стране даже в конидиальной стадии встречается редко по сравнению с *Gibellula leiorus* и в естественных условиях известен только в Приморском крае.

Объем этого вида не совсем понятен, вследствие чего возникло несколько трактовок, что связано с его значительной вариабельностью. Считаем возможным выделить его в самостоятельный вид по аналогии с *T. leiorus*. Возможно, это внесет какую-то ясность в понимание и трактовку объема трех видов — *T. arachnophila*, *T. leiorus* и *T. pulchra*, которые четко отличаются анаморфами, что немаловажно, поскольку еще Т. Петч отмечал значение этого признака как критерия ранга вида (Petch, 1924, 1932).

Что же касается еще одной разновидности *T. arachnophila* (Johnston) Mains, f. *alba* Y. Kobayasi et Shimizu, описанной относительно недавно (Kobayasi, Shimizu, 1976), то сравнение диагнозов позволяет утверждать, что это давно известный вид *T. alba* Petch (1932).

8. *T. tomentosa* Pat. (рис. 15), Bull. Soc. Myc. Fr., 1892, 8 : 133. Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1924, 9, 1 : 108; Dingley, Trans. Roy. Soc. New Zealand, 1953, 81, 3 : 340, fig. 2; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 121.

Строма ватообразная, кремовая или охристая, до 5 мм в диам., чаще полностью покрывающая щитовку. Гифы бесцветные, тонкостенные, 1—2 мкм толщ. Перитеции бледно-охристые, но ярче стромы, почти поверхностные, скученные, группами или разбросаны поодиночке на войлочном сплетении гиф, яйцевидные или почти грушевидные, 400—500 × 250—300 мкм, с сосочковидным устьищем. Перитециальные стенки до 25—45 мкм толщ., псевдопаренхиматозные.

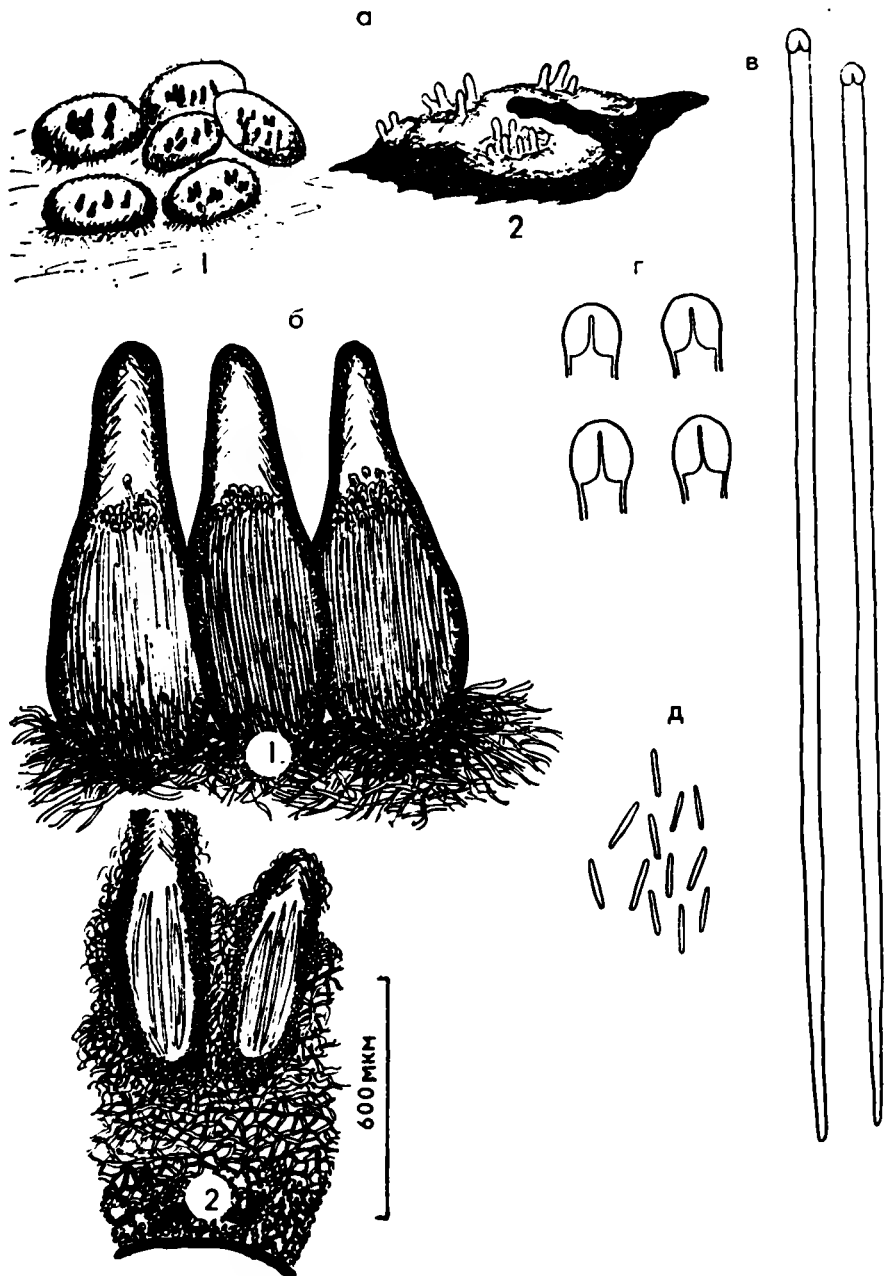


Рис. 15. *Torrubiella tomentosa*:

а — внешний вид стром на пораженной щитовке: **1** — орг. ($\times 10$), **2** — по Dingley, 1953, **б** — продольный срез через перитицию: **1** — орг. ($\times 80$), **2** — по Dingley, 1953; **в** — аски ($\times 660$); **г** — головки асков ($\times 1100$); **д** — отдельные клетки аскоспор ($\times 100$).

У основания перитециев образуются скопления гиф до 25 мкм толщ., создающие впечатление ватообразной подложки стромы. Аски цилиндрические, прямые, $250-350 \times 6-10,5$ мкм, с полушаровидной головкой, разделенной нитевидным продольным каналом, 8-споровые. Аскоспоры цилиндрические, прямые, $185-225 \times 1,5-2,5$ мкм, с многочисленными перегородками, бесцветные, распадаются на отдельные цилиндрические клетки $7,5-9$ мкм дл. Псевдопарафизы нитевидные, разветвленные выше основания, почти такой же длины, как аски.

На щитовке запятовидной (*Parlatorea oleae*, Homoptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Краснодарский край), ГССР.

Общее распространение: Южная Америка, Новая Зеландия.

Примечание. Вид в СССР чрезвычайно редкий, отмечался только один раз в августе. Д. Дингли, изучавшая вид в Новой Зеландии, дополняет диагноз замечанием, что перитеции скорее овальные, чем грушевидные (Dingley, 1953). Она же приводит данные о толщине аскоспор, достигающей $1,5-2,5$ мкм, толщина клеток их при этом равна только $1,0-1,5$ мкм. Во всех случаях мы наблюдали одинаковую толщину клеток аскоспор и предполагаем, что при разделении аскоспор на клетки вряд ли возможно их удлинение.

Об анаморфах указаний в литературе нет.

ПОДСЕМЕЙСТВО HYPOCRELLAEAE KOVAL

Ключ для определения родов

1. Стромы мясистые, подушковидные или дисковидные, с 14 шипами, на пауках *Helminthascus* (с. 78)
- Стромы без шипов, на белокрылках и щитовках, анаморфы — виды *Aschersonia* *Hypocrella* (с. 79)

Род *Helminthascus* W. Tranzschel

Список грибов, собр. в Валдай. уезде Новгород. губ., 1890. Hedwigia, 1899, 11 : 28.

Мицелий белый, кремовый, паутинистый, покрывающий почти все тело, иногда малозаметный. Строма яркоокрашенная, одиночная, плоская, дисковидная, или полушаровидная, с мясистыми шипами, не всегда ясно обособленная. Перитеции погруженные, выступают на поверхность стромы только устьицами. Аски удлиненно-цилиндрические, аскоспоры нитевидные, по длине равные аске, со многими поперечными перегородками, по которым они распадаются на отдельные клетки еще в аске, бесцветные. Парафизы отсутствуют.

На пауках (*Araneinae*).

Известен только один вид — *H. arachnophthora*.

H. arachnophthora Tranzschel, Список грибов, собр. в Валдай. уезде Новгород. губ., 1890. Hedwigia, 1899, 11 : 28; Saccardo, Syll. Fung., 1902, 16 : 616; Ячевский, Опред. грибов, 1913, 1 : 262; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 124.

Пронизанное мицелием брюшко паука превращено в полушаровидное, сверху плоское тело бледно-мясного цвета. По периферии верхней части (0,5 см в поперечнике) расположено 14 мясистых шипов. На этой плоскости развивается дисковидная бледно-розовая строма, в которую погружены сближенные перитеции. Устьяца последних расположены на стромах в виде темных точек. В каждой перитеции находится много асков длинно-цилиндрических, несколько суженных к обоим концам, на вершине заканчивающихся головкообразным утолщением, аски содержат по восемь аскоспор, длина их достигает 460 мкм, ширина — 6—10 мкм. Аскоспоры нитевидные, длиною с аску, 1,5—2 мкм шир., легко распадаются по перегородкам на отдельные клетки 9 мкм дл. Паразиты незаметны.

На пауке (*Arachnidae*).

Известен только в СССР (Новгород).

Примечание. Вид очень интересный, хорошо отличающийся по описанию от других представителей близких родов, известных на пауках. Собирали известным русским урединологом В. Г. Траншелем на мертвом пауке, сидящем на веточке, упавшей на землю, около Бологовской биологической станции в 1890 г. С тех пор больше не обнаруживался.

А. А. Ячевский отнес этот род к семейству *Dothideaceae* (1913), поскольку согласно принятой им системе оно включало и клавиципитальные грибы. Не вызывает сомнения, что по совокупности признаков это типичный представитель *Cordycipitaceae*.

Род *Hypocrella* Sacc.

Syll. Fung., 1913, 22 : 801. Thaxter, Bot. Gaz., 1914, 57 : 308—313; Petch, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya, 1921, 7 : 167—268; Mains, Mycopath. mycol. appl., 1959, 11, 4 : 311—326; Проценко, Сб. по карант. раст., вып. 19, 1967 : 147—215.

Стромы поверхностные, мясистые, дисковидные или подушковидные, светлоокрашенные, часто чернеющие после полного созревания, прозенхиматические. Мицелий бесцветный, ватообразный. Перитеции шаровидные или грушевидные, погруженные в строму. Аски цилиндрические, головчатые, головки полушаровидные, с каналом, 8-споровые. Аскоспоры с многочисленными перегородками, распадаются на членики внутри асков. Псевдопарафизы отсутствуют.

Анаморфы — виды *Aschersonia* Montagne.

Паразиты на алейродидах и червецах.

Ключ для определения видов

1. На червецах 2
- На алейродидах 3
2. Стромы красно-коричневые, темнеющие . . . *H. palmae* (с. 83)
- Стромы охристые или умбровые *H. duplex* (с. 81)
3. Стромы темно-коричневые, до 1 мм в диам., аски 70—100 × 3—4 мкм *H. castanea* (с. 80)
- Стромы светлоокрашенные, 1—3 мм в диам., аски более 100 мкм 4

4. Стромы белые, желтоватые, до янтарно-желтых, аски $130-200 \times 8-10$ мкм *H. cornea* (с. 81)
- Стромы с оранжевым оттенком 5
5. Стромы белые, кремовые, потом желто-оранжевые, аски $300-350 \times 12-16$ мкм *H. libera* (с. 82)
- Стромы оранжевые, аски $140-240 \times 12-18$ мкм
. *H. aurantiaca* (с. 80).

1. *H. aurantiaca* (Petch) Mains, Mycopath. mycol. appl., 1959, 11, 4 : 318. Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 122.

Syn.: *Stereocrea aurantiaca* Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1939, 23 : 136.

Строма дисковидная, до 2 мм в диам., 0,75 мм выс., по краям сжатая, сверху плоская или слегка бугорчатая, оранжевая, с неясными бледно-желтыми или белыми точечками выступающих перитециев. Гипоталлус волокнистый или пленчатый. Перитеции широкоампуловидные или яйцевидные, вверху сплюснутые, 360×200 мкм; толстостенные. Аски веретеновидные, $140-240 \times 12-18$ мкм, с головкой и центральной порой. Аскоспоры удлинненно-веретеновидные или цилиндрические, с утончающимися концами, прямые или согнутые, но с тупыми концами, у основания уже, $110-140 \times 4-5$ мкм, с пятью — семью перегородками, не распадаются на отдельные клетки.

Анаморфа — *Aschersonia aurantiaca*.

Aschersonia aurantiaca Petch, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya, 1921, 7 : 167—278. Mains, Mycopath. mycol. appl., 1959, 11, 4 : 318, fig. 11, 12; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 219.

Стромы дисковидные до 2 мм в диам., плоские оранжевые, сплюснутые. Пикниды яйцевидные, рассеянные, иногда глубокопогруженные по бокам стромы, 400×300 мкм. Конидии веретеновидные, с утончающимися концами или у основания чуть шире, $28-33 \times 4-5$ мкм, парафизы нитевидные, $250 \times 1-1,5$ мкм, быстро и легко расплывающиеся.

На белокрылке (Aleurodidae, Homoptera).

Распространение в СССР: в оранжереях и теплицах.

Общее распространение: Вьетнам, Корейский п-ов, Китай, Южная Америка.

Примечание. Вид был интродуцирован и применяется в теплицах и оранжереях в борьбе с белокрылкой. Очевидно, в различных условиях отселекционировались отдельные высокоэффективные штаммы, так как вид очень варьирует. Отдельно телеоморфу удалось наблюдать только однажды, в теплицах ВДНХ (Москва).

2. *H. castanea* Petch, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya, 1921, 7 : 167—278, fig. 31, 32. Trans. Br. mycol. Soc., 1932, 16, 2 : 224; Mains, Mycopath. mycol. appl., 1959, 11, 4 : 317, fig. 8; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 122, рис. 109.

Стромы дисковидные, реже распростертые, темно-коричневые, 1 мм в диам. Перитеции бутыльчатые, $200-250 \times 100-130$ мкм, толстостенные, со стенками до 20 мкм толщ. Аски цилиндрические,

60—100 × 3—4 мкм, без головки на вершине, но с небольшими утолщениями. Аскоспоры почти нитевидные, 60—90 × 2,5—3 мкм, бесцветные, с многочисленными перегородками, еще в сумках распадаются на цилиндрические клетки 4—7 × 1,5 мкм. Парафизы нитевидные, бесцветные, простые, 130—195 × 1,4—2 мкм.

Анаморфа — *Aschersonia castanea*.

Aschersonia castanea Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1932, 16, 2 : 224. Mains, Mycopath. mycol. appl., 1959, 11, 4 : 317; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 219.

Стромы дисковидные или распростертые, темно-коричневые, 1 мм в диам. Пикниды в центре стром, 200—250 × 100—130 мкм, толсто-стенные. Конидии нитевидные, 4—6 × 1 мкм, со слегка закругленными концами. Конидиеносцы простые, 80—100 мкм выс.

На белокрылке (*Aleurodidae*, *Homoptera*).

Распространение в СССР: в оранжевых РСФСР

(Черноморское побережье Кавказа, г. Сочи, дендрарий), Абх. АССР.

Общее распространение: Южная Америка, Восточная Азия.

Примечание. У нас в стране обнаружен только однажды, на белокрылке с травянистых тропических растений.

3. *H. cornea* Petch, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya, 1921, 7 : 167—278. Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 122.

Стромы округлые, дисковидные или приплюснуто-подушковидные, ровные, 2,5 мм в диам., гладкие или с выступающими бугорками, белые или желтоватые, позже до янтарно-желтых, скученные, кортикальная зона белая, рыхлая, при высыхании твердая и роговидная. Перитеции погруженные, особенно по краям, бутыльчатые или ампуловидные, 300—400 × 200—250 мкм, стенки бесцветные или желтые. Аски цилиндрические или веретеновидные, 130—200 × 8—10 мкм. Аскоспоры с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные клетки, 7—9 × 1,5—2,5 мкм.

На белокрылке с листьев малины (*Aleurodidae*, *Homoptera*).

Распространение в СССР: РСФСР (Краснодарский край, г. Адлер, совхоз «Южные культуры»).

Общее распространение: Южная Америка.

Примечание. Вид очень четко отличается от остальных по морфологическим признакам. Не подвергался ревизии и не упоминался последующими после автора вида исследователями. У нас в стране обнаружен только один раз при случайных обстоятельствах. Представляет интерес, поскольку только один из немногих известных у нас в стране обнаружен в условиях открытого грунта.

4. *H. duplex* (Berk.) Petch, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya, 1921, 6 : 167—278. Проценко, Сб. по карант. раст., вып. 19, 19, 1967 : 147—215; Евлахова, Энтомопатогенные грибы, 1974 : 159; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 123, рис. 110.

Стромы, обволакивающие все насекомое, обычно простые, одиночные, но иногда многочисленные, группами, полушаровидные, с бугорчатой стерильной зоной, порошящие, охристые или умбровые, просвечивающиеся, иногда с мучнистым налетом, 0,5—5 мм в диам., прозенхиматозные, гифы 6—10 мкм толщ., с толстыми стенками

2—3,5 мкм, бесцветные, слегка сплюснутые. Перитеции почти грушевидные, $500 \times 700 \times 200$ —250 мкм, погруженные в строму, скученные на мицелиальной подстилке, с вытянутой шейкой 100—250 мкм выс. Перитециальные стенки псевдопаренхиматозные, 50—60 мкм толщ., отдельные клетки небольшие, $3,5$ — $8,5 \times 1,5$ — $2,5$ мкм, бесцветные. Аски цилиндрические, 150 — 400×6 — 10 мкм, 8-споровые, головка полушаровидная, 5—7 мкм в диам., разделенная продольным каналом. Аскоспоры нитевидные, с многочисленными перегородками, такой же длины, как и аски, склеенные внутри аски в виде сплошной ленты, распадаются на удлинённые клетки с округлыми концами $3,5$ — $6 \times 0,75$ — $7,5$ мкм. Псевдопарафизы и парафизы отсутствуют.

Анаморфа — *Aschersonia duplex*.

Aschersonia duplex Berk., Lond. Journ. Bot., 1843, 11 : 228. Petch, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya, 1921, 7 : 167—278; Проценко, Сб. по карант. раст., вып. 19, 1967 : 147—215; Евлахова, Энтомопатогенные грибы, 1974 : 159; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 220, рис. 165.

Стромы распростерты, одиночные, иногда многочисленные, слегка приподнятые, со стерильной зоной вокруг них, охристые, уμβровые, порашающие, с мучнистым налетом, 0,5—5 мм в диам. Пикниды одиночные, погруженные в строму, в центре ее внутри лабиринтообразно изогнуты, 200 — 250×500 — 700 мкм, с псевдопаренхиматозными стенками. Конидиеносцы простые, обильные, образуют сплошной слой у стенок пикниды, 100 — $150 \times 1,5$ мкм. Парафизы нитевидные, простые, такой же длины, как и конидиеносцы. Конидии одноклеточные, овальные или веретеновидные, бесцветные, $3,5$ — 7×1 — $1,5$ мкм.

На червцах и щитовках (Coccoidea, Homoptera) с оранжерейных растений.

Распространение в СССР: в оранжереях, РСФСР (Краснодарский край, Черноморское побережье Кавказа, г. Сочи).

Общее распространение: Южная Америка, Юго-Восточная Азия.

Примечание. Мы приводим здесь только одно местонахождение вида, однако убеждены, что какие-то варианты его, обнаруживаемые нами довольно часто в условиях открытого грунта на Черноморском побережье Кавказа, относятся именно к этому виду по ряду признаков. Однако окончательно утверждать более широкие экологические возможности для него можно только после более глубоких исследований.

5. *H. libera* Syd., Ann. mycol., 1916, 14 : 85. Petch, Trans. mycol. appl., 1959, 11, 4 : 315, fig. 5; Br. mycol. Soc., 1925, 10, pt. 1—2; 190—201; Mains, Mycopath. mycol. appl., 1959, 11, 4 : 315, fig. 5; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 123.

Стромы распростерты или слегка бугорчатые, 1—2 мм в диам., белые, кремовые, потом желто-оранжевые, чуть порашающие. Перитеции погружены в бугорчатые возвышенные строны, яйцевидные или бутыльчатые, 450 — 500×300 — 350 мкм, толстостенные, со стенками до 35—40 мкм толщ. Аски веретеновидные, 300 — 350×12 — 16 мкм, расширяются у вершины в головку 4—6 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, $300 \times 2,5$ — 3 мкм, с многочисленными перегородками, рас-

падают на клетки, веретеновидные или несимметричные, с закругленными концами, $9-16 \times 2-3$ мкм.

Анаморфа — *Aschersonia aleyrodis*.

Aschersonia aleyrodis Webber, Bull. U. S. Depart. Agric. Div. Veg. Phys. a. Path., 1897, 13 : 20. Petch, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya, 1921, 7 : 167—278; Mains, Mycopath. mycol. appl., 1959, 11, 4 : 315, fig. 5; Lloydia, 1959, 22, 3 : 316; fig. 6—7; J. insect. pathol., 1959, 1 : 43—47; Проценко. Сб. по карант. раст., 1967, 19 : 147—215; Евлахова, Энтомопатогенные грибы, 1974 : 160; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 218.

Стромы плоско-подушковидные, до 2 мм в диам., 2 мм выс., обычно окружены тонким перепончатым гипоталлусом до 1 мм шир., слегка войлочные, довольно мягкие, кремовые или светло-коричнево-розовые. Пикниды колбовидные, часто сплюснутые, скученные или размещены одиночно по окружности края стромы, с округлыми, хорошо заметными отверстиями. Конидии нитевидные, $10-14 \times 1-2$ мкм, выходят в виде кораллово-красных или рыжих масс, которые покрывают центр стромы. Парафизы нитчатые, $65-100 \times 0,75-1$ мкм, быстро исчезающие.

Вскоре после заражения нимфы грибом она распухает и выделяет в большом количестве «медвяную росу», характерную для анаморф рода *Claviceps*. Гриб развивается внутри тела насекомого, гифы переплетаются, выполняют всю полость, внутренние органы сжимаются и отходят от стенок. Вскоре после этого насекомое гибнет и гифы пробиваются сквозь стенку тела, образуя плотную бахрому вокруг тела насекомого. После этого появляются пикниды, а потом эти же стромы функционируют как асковые.

На различных видах белокрылок (*Aleurodidae*, *Homoptera*).

Распространение в СССР: в оранжереях, почти повсеместно, где проводится направленная борьба с белокрылкой.

Общее распространение: Южная и Северная Америка, Юго-Восточная Азия.

П р и м е ч а н и е. Гриб был интродуцирован в СССР, акклиматизировался и теперь встречается на Черноморском побережье Кавказа и Крыма в условиях открытого грунта. Считается наиболее перспективным патогеном для борьбы с белокрылкой (Долидзе, Тимофеева, 1967; Евлахова, 1974).

Телеоморфа *Hypocrella libera* очень близка к телеоморфе *H. raciborskii* Petch., которая распространена в восточном полушарии, а анаморфа *A. aleyrodis* незначительно отличается от *A. placenta* констистенцией стром и размерами парафиз. Это может служить основанием для объединения их, однако исследователи хотя и приходят к такому выводу, удерживаются от окончательных решений. Т. Петч считал, что *H. nectrioides* Thaxter ex Petch является синонимом *H. libera* (Petch, 1925), а Э. Мейнс признает эти виды самостоятельными (Mains, 1959).

Сейчас находит широкое применение во многих странах мира для снижения популяций белокрылок в условиях теплиц и оранжерей.

6. *H. palmae* (Berk. et Curt.) Sacc., Syll. Fung., 1883, 2 : 580. Petch, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya, 1921, 7 : 167—278; Mains, Mycopath. mycol. appl., 1959, 11, 4 : 319; Евлахова, Энтомопатогенные грибы, 1974 : 158; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 123.

Syn.: *Hypocrea palmae* Berk. et Curt., J. Acad. Nat. Sci. Philad., 1854, 2 : 285.

Стромы шаровидные или полушаровидные, до 6 мм в диам., красно-коричневые, потом темнеющие, одиночные или группами по 3—4, окружены мицелиальным слоем, который обволакивает все тело насекомого. Перитеции бутылчатые, 300—400 × 200 мкм, погруженные, располагающиеся по периферии стромы, с прозенхиматическими стенками 25—40 мкм толщ. Аски веретеновидные или цилиндрические, 160 × 8 мкм, с круглой утолщенной головкой 10—12 мкм в диам., 4—8-споровые. Аскоспоры многоклеточные, сразу при созревании еще в сумке распадаются на многочисленные цилиндрические клетки, с закругленными концами, 5—10 × 1,5—2 мкм.

На червецах (Coccidae, Homoptera) с листьев пальм.

Распространение в СССР: РСФСР (Черноморское побережье Кавказа, окр. Нового Афона).

Общее распространение: Южная Америка.

Примечание. В СССР вид очень редкий, известно только одно местонахождение его. Идентификация его сомнения не вызывает, а строение стром, перитециев и аскоспор позволяет четко отличать довольно близкий вид на этом же насекомом-хозяине *Podonectria coccicola*.

Объем этого вида и синонимика обсуждаются специалистами. Очевидно, вид достаточно вариабелен, широко распространен и отличается экологической валентностью, что и приводит к разноречивой его трактовке. Т. Петч считал, что синонимами этого вида являются *Hypocrella spegazzini* Sacc., *H. guarantica* Speg., *H. globosa* Syd., *H. orbicularis* Syd. и *H. sydowii* Sacc. et Trotter (Petch, 1921). Однако более поздние исследования Э. Мейнса недостаточно убеждают в этом, так как сравнение образцов и их описаний показывает, что в некоторых случаях эти трактовки можно рассматривать дwoяко (Mains, 1959). Мы удерживаемся от каких-либо выводов, поскольку не располагаем достоверным материалом.

ПОДСЕМЕЙСТВО CORDYCEPITAEAE KOVAL

Род *Cordyceps* (Fr.) Link em. Kobayasi et Mains

Handbuch, 1833, 3 : 347. Kobayasi, Rep. Sc. Tokyo Bunr. Daig., 1941; Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 170.

Syn.: *Xylaria* S. F. Gray, Nat. Arr. Brit., 1824, 1 : 510, fig. pl. 1; *Sphaeria*, trib. *Cordyceps* Fr., Syst. Myc., 1823, 2 : 325; *Cordylia* Fr. ex Ficinus et Schubert, Fl. Dresden, 2 ed., 1823, 2 : 331, non *Cordylia* Pers., 1807; *Torrubia* Lev. ex Tul., Ann. Sci. Nat., 1853, 3, 20 : 43, non *Torrubia* Vell., 1825; *Polystophtora* Lebert, Zeit. wiss. Zool., 1858, 9 : 447; *Racemella* Ces., Com. Soc. Crit. Ital., 1861, 1, 2 : 65; *Corynesphaera* Dumortier, Comm. Bot., 1892 : 92; *Mitrasphaera* Dumortier, Comm. Bot., 1892 : 92; *Ophiocordyceps* Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1931, 16, 1 : 73.

Стромы яркие, красно-оранжевых оттенков, кремовые, коралловые, коричневые, охристые или, реже, светлоокрашенные — желтые, белые, серые, очень редко оливковые или оливково-зеленоватые, темнеют или буреют при старении, в большинстве случаев — 5—15 см выс., реже 1,5—5 см или 15—30 см, простые или разветвленные,

одиночные или скучены группами, мясистые или кожистые, выпо-
 ленные, реже полые, плотные или нежные, ломкие, булабовидные,
 цилиндрические, обычно дифференцированы на плодущую часть и
 стерильную ножку, иногда одноцветные и однородные с ножкой, реже
 отличаются по цвету и структуре. Ткани стромы симметричные, не-
 однородные — верхние слои их образуют плотный или рыхлый
 перидий, далее следует срединный (палисадный) слой из переплетаю-
 щихся продольных гиф различной толщины, центральная часть со-
 стоит из уплотненных параллельных гиф. Плодущая часть обычно
 отличается от ножки толщиной и формой, булабовидная, цилиндри-
 ческая, яйцевидная, шаровидная или полшаровидная, верхушечная,
 латеральная или интеркалярная, иногда со стерильным кончиком.
 Ножка гладкая или шероховатая, ровная или веревчатая, реже
 маразмозидного типа. Перитеции полшаровидные, яйцевидные, груше-
 видные, ампуловидные, бутылчатые или почти конические, распо-
 ложены прямо или под углом к центральной части стромы, погружен-
 ные, полупогруженные или поверхностные, что часто зависит от
 степени зрелости их, иногда легко отламываются при созревании, глад-
 кие или опушенные, с четкими устьицами, с хорошо выраженными
 стенками разной толщины и строения. Аски цилиндрические, верете-
 новидные или булабовидные, сужающиеся к основанию, часто на
 длинной ножке, с тонкими оболочками, апикальная часть расширена
 в шаровидную головку специфического строения. Аскоспоры ните-
 видные, реже почти веретеновидные, с многочисленными перегород-
 ками, преимущественно распадаются на отдельные клетки внутри
 асок или при освобождении из них. Анаморфы относятся к родам
Akanthomyces, *Cephalosporium*, *Gibellula*, *Hirsutella*, *Hymenostilbe*,
Insecticola, *Paecilomyces*, *Spicaria*, *Tilachlidiopsis*.

Паразиты паукообразных, насекомых и грибов.

В СССР известно 64 вида и 3 формы.

Ключ для определения подродов

1. Аскоспоры веретеновидные или нитевидные, многоклеточные, но
 не распадаются при созревании на отдельные клетки
 **Ophiocordyceps** (с. 86)
- Аскоспоры распадаются на отдельные клетки 2
2. Отдельные клетки аскоспор цилиндрические, разной длины, за-
 кругленные или обрубленные на концах
 **Cordyceps** (с. 120)
- Отдельные клетки аскоспор другого строения 3
3. Отдельные клетки аскоспор веретеновидные
 **Fusicordyceps** (с. 244)
- Отдельные клетки аскоспор шаровидные
 **Neocordyceps** (с. 266)

*Ключ для определения видов подрода
Ophiocordyceps Petch*

1. Аскоспоры веретеновидные, удлинению-веретеновидные, с несколькими (5—7) или многочисленными перегородками, но на концах суженные и не нитевидные секция *Seminectriata* 2
- Аскоспоры нитевидные секция *Semiclavicipitata* 8
2. Стромы булавовидные, прямые или цилиндрические, согнутые, с бугорчатой или подушковидной латеральной плодущей частью, но не превышают 2,5 см выс. 3
- Стромы цилиндрические или удлинению-булавовидные, 3,5—10 см выс. 6
3. Стромы булавовидные, сероватых оттенков, мучнистопорошащие, до 5 мм выс., на червецах и ложнощитовках, паразитирующих на листьях и тонких ветвях ольхи, орешника и других кустарников *C. clavulata* (с. 92)
- Стромы красновато-коричневые или коричневатобурых оттенков 4
4. Стромы красновато-коричневые, до 1 см выс., на реликтовом таракане *C. blattae* (с. 92)
- Стромы цилиндрические, согнутые, с бугорчатой или подушковидной латеральной плодущей частью, коричневатобурых оттенков 5
5. Стромы светло-коричневые, темнеющие, 3—20 мм выс., на муравьях *C. unilateralis* (с. 103)
- Стромы серовато-коричневатые, светлее, чем у *C. unilateralis*, до 5 мм выс., на муравьях *C. unilateralis* var. *clavata* (с. 106)
6. Стромы бледно-охристые, серо-пепельные, 3,5—7 см выс., плодущая часть интеркалярная, со стерильным кончиком, перитеции полупогруженные, но не отламываются, на нимфах медведки (*Orthoptera*) *C. gryllotalpae* (с. 100)
7. Стромы коричневатокрасные, при старении темно-коричневые или темно-охристые, кожано-серо-коричневые, но без красных оттенков, 6—10 см выс., нежные, хрупкие, выходят из середины насекомого, перитеции поверхностные, легко отламываются, на личинках и куколках жуков (*Coleoptera*) *C. acicularis* (с. 81)
- Стромы буро-охристые, коричнево-бурые, темно-коричневые, чернеющие, 4—7 см выс., выходят из переднего конца куколки, как бы продолжая ее, довольно плотные, становятся кожистыми, но сгибаясь, не ломаются *C. sinensis* (с. 101)
8. Стромы желтых оттенков 9
- Стромы серо-, охристо- или рыжевато-коричневые, до темно-коричневых 10
9. Стромы одиночные, удлинению-булавовидные или веретеноцилиндрические, 1,5—3,5 см выс., 2—6 мм шир., сернисто-желтые, лососево-желтые, при высыхании грязно-белые *C. washingtonensis* (с. 118)
- Стромы группами, цилиндрические, с небольшим стерильным кончиком, тонкие, нежные, 3,5—11 см выс., 0,2—2 мм шир.,

- желтые, светло-желто-коричневые, перитеции глубокопогруженные *C. elongata* (с. 109)
10. Стромы серые, коричнево-серые, буреющие, очень нежные, 5,5—13 см выс., 0,8—12 мм шир., перитеции поверхностные, легко отламывающиеся, на личинках чешуекрылых *C. paludosa* (с. 112)
- Стромы серо-коричневые, охристо-коричневые, рыжевато-коричневые, до темно-коричневых, 2—4,5 см выс., перитеции глубокопогруженные, на личинках шелкоунов (Coleoptera) *C. stylophora* (с. 113)

Секция *Seminectriata*

C. acicularis Ravenel ex Berk. (рис. 16), Journ. Linn. Soc., 1857, 1 : 158, fig. 1. Saccardo, *Michelia*, 1879, 1 : 321; Syll. Fung., 1883, 2 : 574; Ellis et Everhart, *North Amer. Pyren.*, 1892 : 64; Massee, *Ann. Bot.*, 1895 : 9 : 31, fig. 27, 28; Seaver, *North Amer. Fl.*, 1910, 3 : 50; *Mycologia*, 1911, 3 : 211, fig. 9; Teng. *Cont. Biol. lab. Sc. Soc. China*, 1932 : 8; Kobayasi, *Sci. Rep. Tokyo, Bunr. Daig.*, 1941 : 73; *Journ. Jap. Bot.*, 1977, 2 : 66, fig. 3.

Syn.: *Ophiocordyceps acicularis* (Rav.) Petch, *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1933, 18 : 60.

Мицелий на пораженной куколке не выходит на ее поверхность и заметен только у основания стромы, где образует белый паутинистый налет. Гифы воздушного мицелия бесцветные, до 6 мкм толщ., густосептированные. Стромы одиночные, выходят из середины куколки, коричневатокрасные, с возрастом темнеют, становясь темно-коричневыми без красных оттенков, охристыми или кожисто-серо-коричневыми, простые, 6—10 см выс., до 1 мм толщ., тонкие, нежные, при подсыхании легко ломающиеся. Плодущая часть не отличается от ножки размерами и структурой, но перитеции сосредоточены в верхней ее части только до середины, верхушка бывает стерильной, возможно, перитеции на этой части созревают быстрее и отламываются. Верхний слой стромы состоит из продольных, параллельно расположенных темно-коричневых гиф, образующих пушистые участки между перитециями. Перитеции полушаровидные или яйцевидные, широко-яйцевидные, 250—400 × 200—300 мкм, охристые или темно-коричневые, толстостенные, со стенками до 50 мкм толщ., поверхностные, свободные, скученные, иногда группами. Верхний слой ткани перитециев до 30 мкм толщ., состоит из крупных темно-коричневых клеток 3—4 мкм толщ., а внутренний — из более мелких, бесцветных, 2—2,5 мкм толщ. Аски веретеновидные, 200—250 × 8—12 мкм, с отчетливой головкой 4—5 мкм толщ., у основания вытянуты в слегка изогнутую ножку. Аскоспоры удлиненно-веретеновидные, нитевидные, 160—200 × 1,5—2,5 мкм, с многочисленными перегородками, 4—6 мкм дл.

На куколках жесткокрылых (Coleoptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение. Северная Америка.

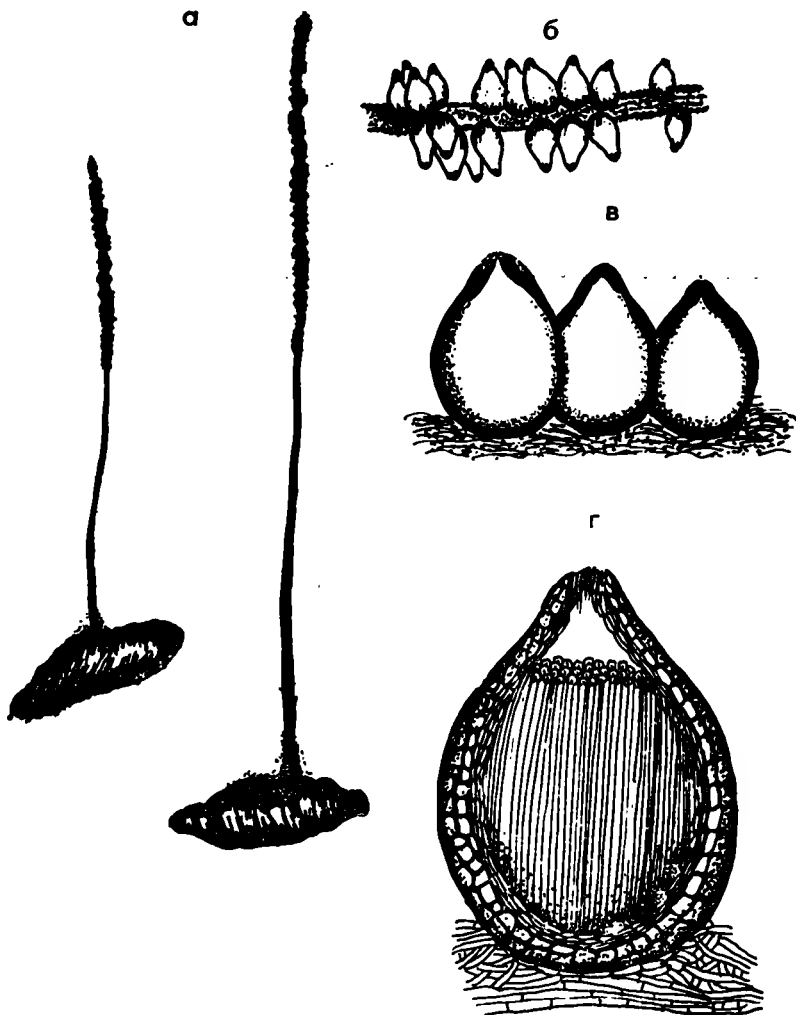
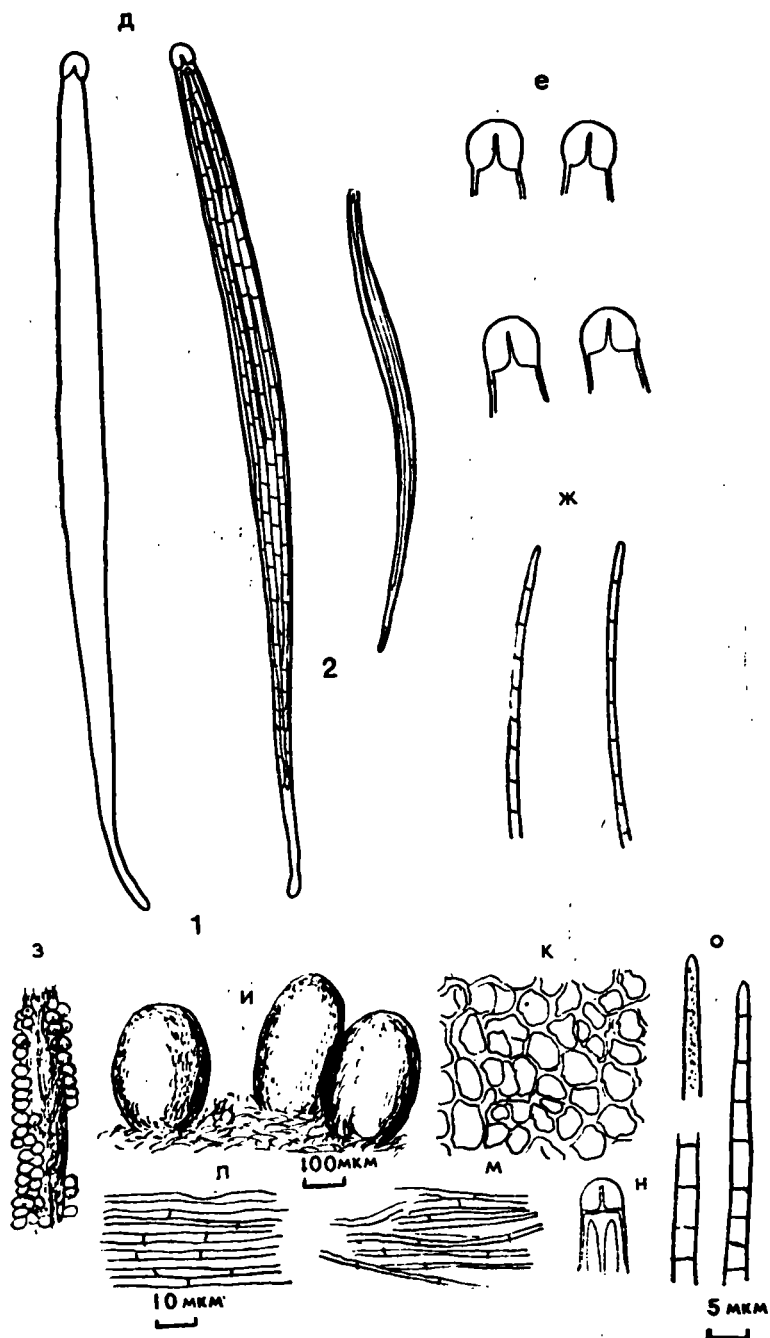


Рис. 16. *Cordyceps acicularis*:

а — внешний вид стромы ($\times 1$); б — часть стромы с перитециями ($\times 10$); в — срез через группу перитециев ($\times 50$); г — продольный срез через перитеций ($\times 270$); д — аски: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Mains, 1958 ($\times 300$); е — головки асков ($\times 1400$); ж — верхняя часть аскоспор, по Kobayasi, 1977 ($\times 1400$); з — плодущая часть стромы ($\times 9$); и — перитеции; к — верхняя часть перитециальной стенки; л — часть перитеция; м — межулярная часть стромы; н — головка аски; о — части аскоспоры (з — о — по Kobayasi, 1980).

Примечание. К синонимам этого вида был отнесен также *C. carolinensis* (Mains, 1958). Однако последняя ревизия гербария, где сохранились авторские образцы (Kobayasi, 1977), показала, что для этого нет оснований, поскольку *C. carolinensis* является «*nomine nudum*», и описать его или отнести к какому-либо другому виду невозможно, так как собранный экземпляр оказался незрелым.



а

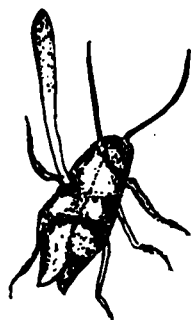


6



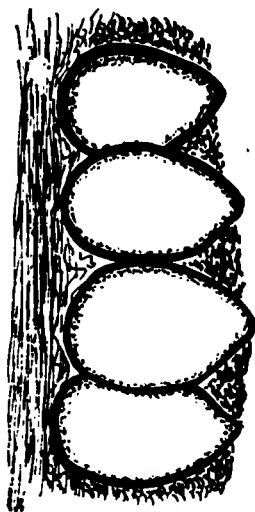
1

в



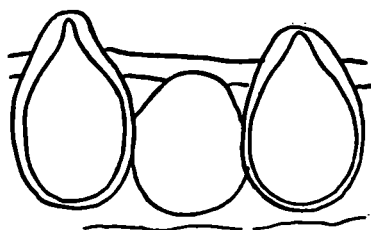
2

г



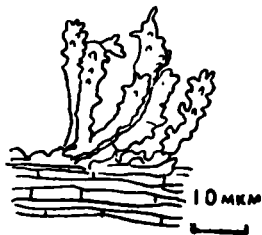
1

50 мм



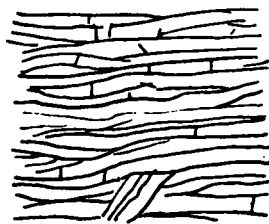
2

д



10 мм

е



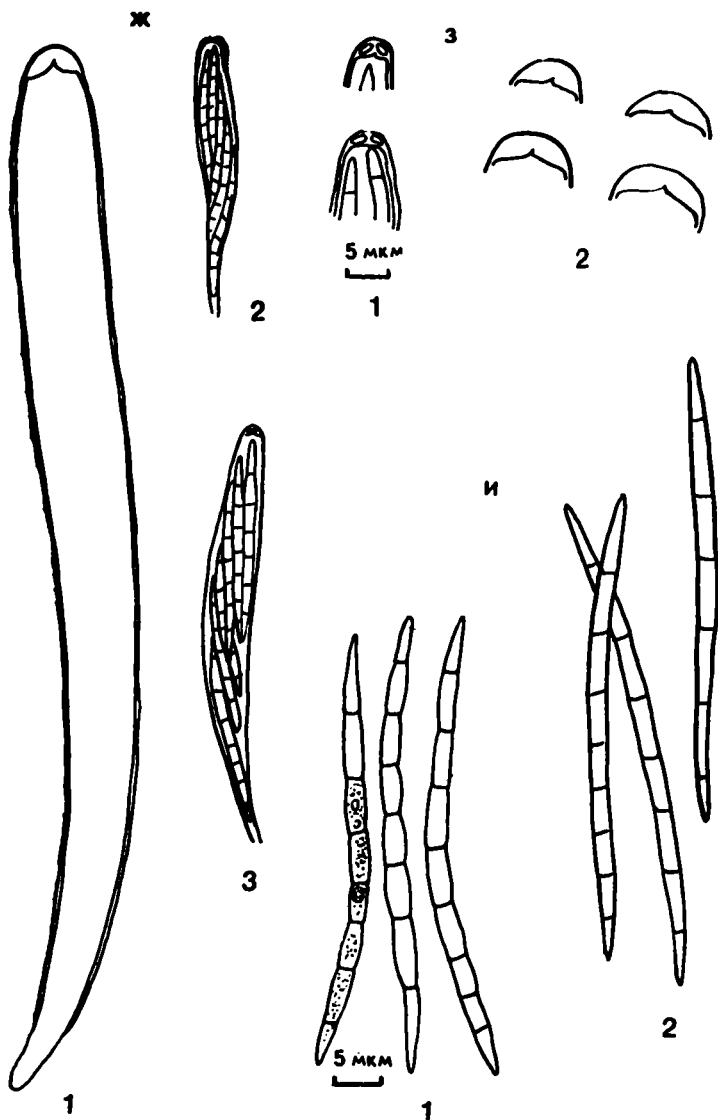


Рис. 17. *Cordyceps blattae*:

а — внешний вид пораженных насекомых: 1 — ориг., 2 — по Petch, 1924; б — отдельная строма ($\times 5$): 1 — по Kobayasi, 1977; 2 — по Kobayasi, 1977; в — часть стромы, по Kobayasi, 1977; г — продольный срез через плодущую часть стромы: 1 — ориг. ($\times 100$), 2 — по Kobayasi, 1977; д — часть перидия плодущей части, по Kobayasi, 1977; е — гифы медулярной части стромы, по Kobayasi, 1977; ж — аски: 1 — ориг. ($\times 800$), 2 — по Petch, 1924, 3 — по Kobayasi, 1977; з — головки асон: 1 — по Kobayasi, 1977, 2 — ориг. ($\times 1400$); и — аскоспоры: 1 — по Kobayasi, 1977, 2 — ориг. ($\times 1400$).

C. blattae Petch (рис. 17), Trans. Br. mycol. Soc., 1924, 10, 1 : 35, pl. 1, fig. 8, 19. Lloyd, Myc. Writ., 1925, 7: 1351, fig. 3139; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig, 1941 : 69; Journ. Jap. Bot., 1977, 52, 3 : 65, fig. 1 (цит. по Petch, 1924), fig. 2.

Syn.: *Ophiocordyceps blattae* Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1931, 16 : 71.

Мицелий на разрушенном насекомом выступает на поверхность только между сегментами брюшка и покрывает нижнюю часть надкрыльев, паутинистый, сероватый, гифы 4—5 мкм, с толстыми оболочками, густосептированные. Строма одиночная, простая, булавовидная, красно-коричневая, до 1 см выс., выступает между покровами на верхней части насекомого из переднегруди. Плодущая часть стромы окрашена более ярко, но на ней четко видны коричневатые точки выступающих устьиц перитециев, до 1—1,5 мм толщ. Ножка светло-красно-коричневая, до 0,5 мм толщ. и до 0,5 см выс. Перидий одинакового строения для всей стромы, 40—50 мкм толщ., верхний слой его состоит из гиф 4—5 мкм толщ., а более глубокие слои — из гиф 5—7,5 мкм толщ. Перитеции погруженные, выступают при созревании только слегка приподнимающимися устьицами, яйцевидные, 230—250 (300) × 140—160 (169) мкм. Стенки перитециев красновато-коричневые, состоят из мелкоклеточной ткани до 20 мкм толщ., без кортекса. Аски булововидные или веретенновидные, с неясной ножкой, 105—130 × 10—14 мкм, с приплюснуто-овальной головкой, которая дифференцируется только при созревании аскоспор, 4—5 мкм в диам., 4—8-споровые. Аскоспоры веретенновидные, с утончающимися заостренными концами, 54—58 × 2,5—3,5 мкм, с семью-восемью перегородками, на отдельные клетки не распадаются. Парафизы не отмечены.

На реликтовом таракане (*Blatta germanica* Orthoptera)

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край, заповедник «Кедровая падь»).

Общее распространение: о-в Шри-Ланка.

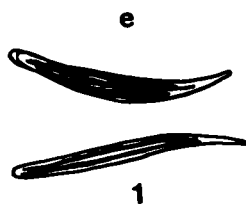
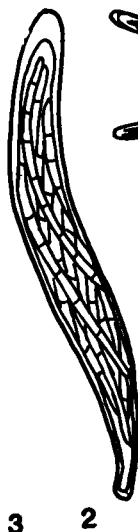
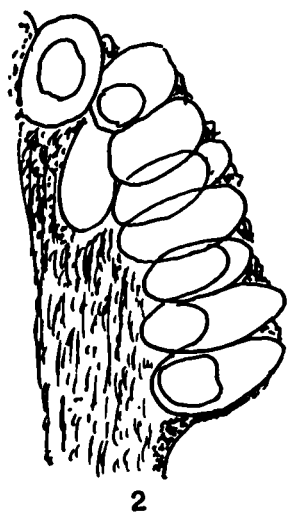
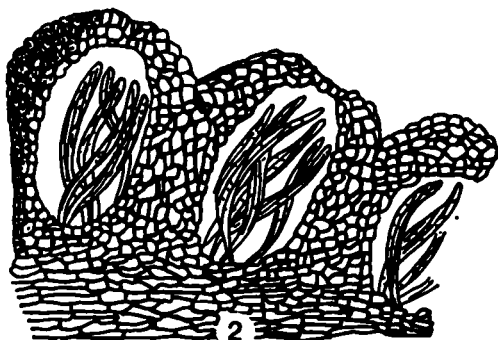
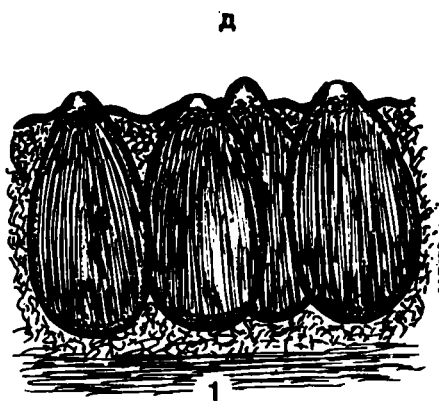
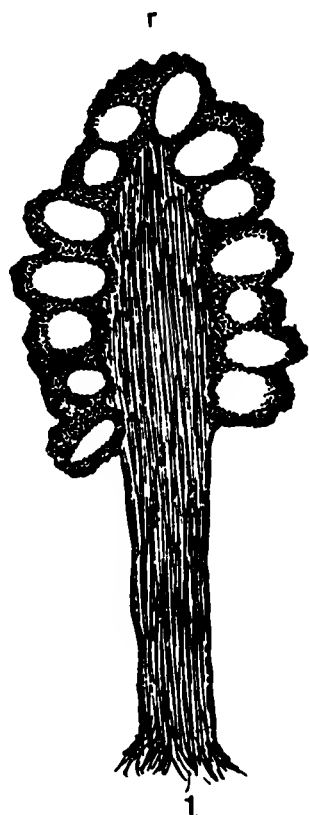
Примечание. Этот вид чрезвычайно редкий: один экземпляр его был собран автором вида в 1924 г. на Цейлоне и три образца в Приморье, в заповеднике «Кедровая падь», в одном и том же месте, на склонах сопки Крестовой, в широколиственном лесу с примесью хвойных, в 1959 г. собран нами дважды яв расстоянии 1 м, а в 1960 г. найден там же Д. П. Воробьевым.

И. Кобаяши познакомился с типовым образцом, хранящимся в гербарии Т. Печча, провел ревизию вида, составил более полный диагноз, который отсутствовал в ранее изданной его монографии, и по гербарным материалам сделал рисунки, что значительно дополняет представление об этом интересном виде (Kobayasi, 1977). Согласно авторскому описанию, головки у асок отсутствуют, что дает основание относить этот вид к подроду *Ophiocordyceps*. Однако, очевидно, при описании вида Т. Печч не придавал этому особого значения и поспешил с выводом, так как при анализе этих же образцов спустя 50 лет головки были обнаружены. У собранных нами образцов также имелись подобные головки, что позволяет не сомневаться в принадлежности этого вида к роду *Cordyceps*.

Интересно, что насекомое-хозяин также является редким видом и нам удалось собрать всего два непораженных грибом экземпляра.

C. clavulata (Schw.) Ellis et Everh. (рис. 18), North Amer. Pyrenom., 1892, 61, pl. 15, fig. 11—13. Masee, Ann. Bot., 1895, 9 : 22;





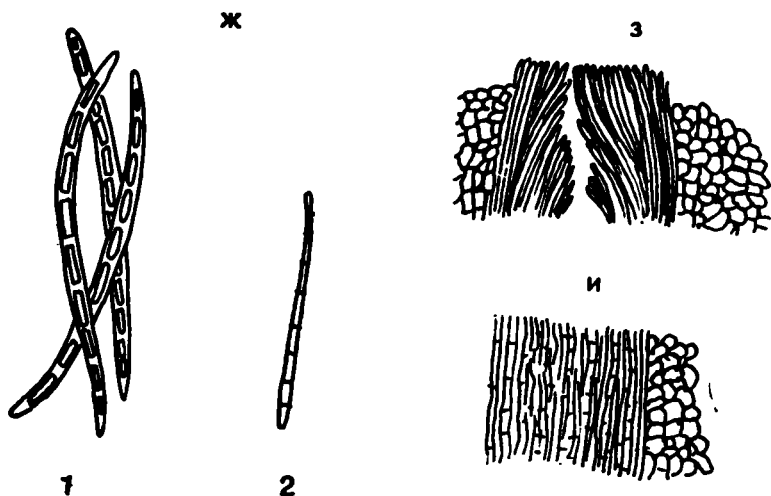


Рис. 18. *Cordyceps clavulata*.

а — пораженные червецы на ветвях орешника ($\times 1$); б — внешний вид стром ($\times 2$); в — плодущая часть стромы; 1 — орг. ($\times 25$), 2 — по Kobayasi, 1980, 3 — по Лавитской, 1954; 4 — продольный срез через строму; 1 — по Лебедевой, 1916, 2 — по Kobayasi, 1980; 6 — продольный срез через перитеции: 1 — орг. ($\times 75$), 2 — по Лебедевой, 1916; 7 — аски: 1 — по Mains, 1958 ($\times 300$), 2 — по Лебедевой, 1916, 3 — орг. ($\times 1100$), 4 — по Kobayasi, 1980; 8 — аскоспоры: 1 — по Лебедевой, 1916, 2 — по Kobayasi, 1980; 9 — продольный срез через устье перитеции и перидий плодущей части; и — продольный срез через ножку (2 — и — по Kobayasi, 1980).

Moesz, Beibl. Bot. Kozlemenysck, 1909, 2, pl. 1; Seaver, North Amer. Flora, 1910, 3, 1 : 51; Mycologia, 1911, 3 : 214, pl. 53, fig. 1—5; Lloyd, Mys. Writ., 1916, 5 : 593, fig. 833, 834; Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1922, 7 : 28; 1933, 18 : 53; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 76; Journ. Jap. Bot. 1979, 54. 9 : 261. fig. 3; Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 189 fig. 15—16; Лебедева, Любитель природы, 1916, 9—10 : 3, рис. 1—8; Лавитская, Ботанич. журн., 1954, 11, 1 : 108—110, рис. 1—2; Евлахова, 1974—143; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 102, рис. 77.

Syn.: *Sphaeria clavulata* Schw., Trans. Am. Phil. Soc., 1832, 2, 4 : 188; *Cordyceps pistillariaeformis* Berk. et Br., Ann. Mag. Nat. Hist., 1861, 8 : 461, Pl. 16, fig. 22a, b, c; Saccardo, Syll. Fung., 1883; 2 : 568; Cooke, Veg. Wasps., 1892 : 317, pl. 2, fig. 19; *Torrubia pistillariaeformis* (Berk. et Br.) Cooke, Handb. Brit. Fungi, 1871, 2 : 771; *T. clavulata* Peck, Ann. Rep. N. Y. State Museum, 1876, 28 : 70; *Cordyceps pachybasis* Berk., Sched. sec. Lloyd Mys. Writ., 1916, 5 : 593; *C. pistillaris* Brenckle Mycologia, 1917; 9 : 278; *Ophiocordyceps clavulata* (Schw.) Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1933; 18 : 53; 1938, 21 : 299, fig. 38; Mains, Trans. Amer. Phil. Soc., 1935, 74, 4 : 269, pl. 3, fig. D—E.

Мицелий белый, сероватый, буреющий, покрывает весь щиток червецов плотным налетом, по краям разрастаясь и на субстрат вокруг них. Стромы обычно многочисленные, пять — восемь, реже две — четыре, булавовидные или почти булавовидные, маленькие, 2—5 мм выс., прямые или слегка сгибающиеся, хорошо дифферен-

цируются на плодущую часть и ножку. Плодущая часть цилиндрическая, яйцевидная, конусовидная или булавовидная, $1-1,5 \times 0,5-1$ мм, в более молодом состоянии сероватая, при созревании темно-бурая, темно-коричневая или почти черная, бородавчатая от устьиц выступающих перитециев. Ножка гораздо светлее плодущей части, серая, светло-бурая или коричнево-серая, $0,3-0,5$ мм толщ., у основания войлочная. На поперечном сечении стром хорошо различаются центральная часть из плотных продольных, слегка переплетающихся коричневатых или темно-коричневых гриф $5-7$ мкм толщ. и внешняя — бесцветная, из свободно переплетающихся гриф $3-5$ мкм толщ. Перитеции темно-коричневые или шоколадного цвета, прямые, скученные, яйцевидные, $150-250 \times 80-150$ мкм, глубоко погружены в верхний мягкий слой плодущей части, состоящей из свободно переплетающихся коричневых гриф, закручивающихся на верхних концах, $2-5$ мкм толщ., иногда темно-коричневых у самой поверхности, но без четко дифференцированного кортекса. Стенки перитециев светло-коричневые, слабо дифференцированные у основания и темно-коричневые до шоколадного цвета, отчетливо выраженные у вершины, состоят из крупноклеточной ткани, до $25-30$ мкм толщ. Аски булавовидные или почти веретеновидные, $80-110 \times 8-12$ толщ., с приплюснуто-шаровидной головкой $2-3$ мкм выс., 8-споровые. Аскоспоры бесцветные, удлиненно-булавовидные, $42-80 \times 2,5-3,5$ мкм, с многочисленными перегородками, образующими клетки $4-6,5$ мкм дл., но не распадающиеся на отдельные клетки.

Анаморфа — *Hirsutella lecaniicola*.

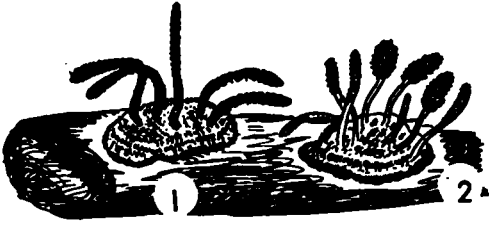
Hirsutella lecaniicola (Jaap) Petch (рис. 19), Trans. Br. mycol. Soc., 1933, 18 : 53. Лебедева, Любитель природы 1916, 9—10 : 2; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig. 1941 : 76; Mains, Mycologia, 1950, 42, 4 : 582; Balazy, Acta mycologica, 1971, 7, 1 : 7.

Syn.: *Isaria lecaniicola* Jaap., Verh. Bot. Ver. Proc. Brandenburg, 1908 : 49; *Hymenostilbe lecaniicola* (Jaap) Mains, Mains, Mycologia, 1950, 42, 4 : 582; Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 189.

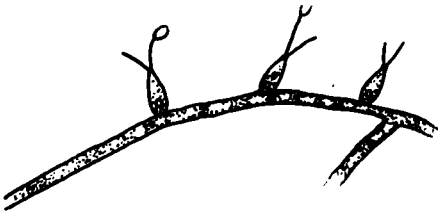
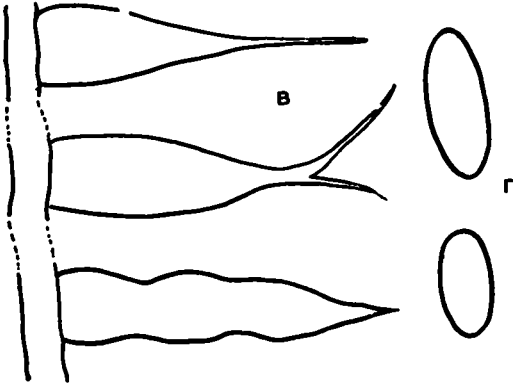
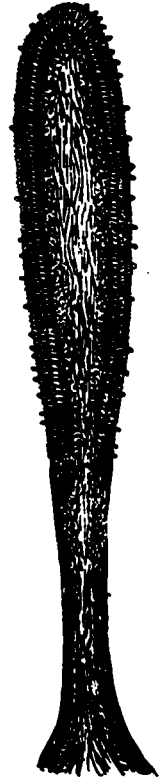
Мицелий светло-серый, сначала войлочный, пушистый, потом слегка порошащий, обволакивает все насекомое. Коремии многочисленные, реже одиночные, цилиндрические или почти булавовидные, до 3 мм выс., $0,1-0,5$ мм толщ., беловатые, серые, с возрастом буреющие до коричневых, с порошащим налетом от возникающих конидий. На поперечном срезе хорошо различаются центральная часть из плотных продольных параллельных гриф и верхний слой из рыхло переплетающихся. Фиалиды образуются латерально на внешнем слое продольных гриф или прямо из клеток мицелиальных гриф по всему насекомому, скученные или рассеянные, очень вари-

Рис. 19. *Hirsutella lecaniicola*:

а — внешний вид стром ($\times 1,5$); 1 — только конидиальные споронотения, 2 — конидиальные и асковые споронотения; б — продольный срез через коремию ($\times 9$); в — фиалиды, по Mains, 1950 ($\times 200$); г — конидии, по Mains, 1950 ($\times 300$); д — фиалиды на гифах при выращивании гриба в культуре, по Balazy, 1971; е — размещение фиалид на гифах; ж — фиалида с многочисленными стеригмами; з — различные типы строения фиалид и морфологических образований.



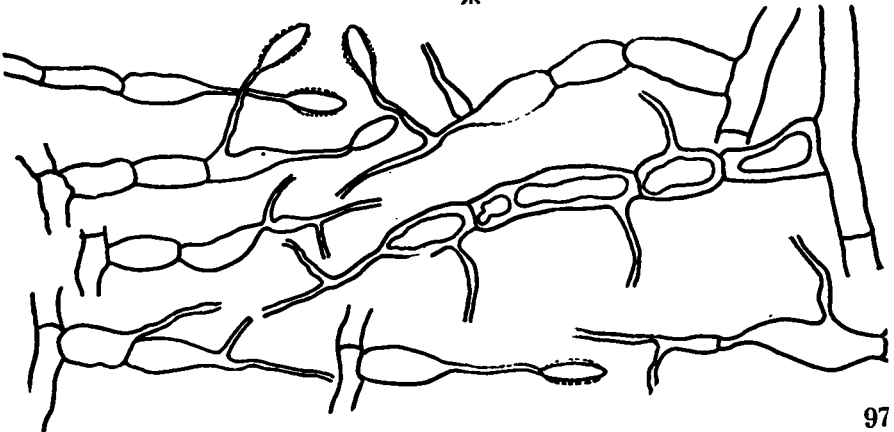
6



e



ж



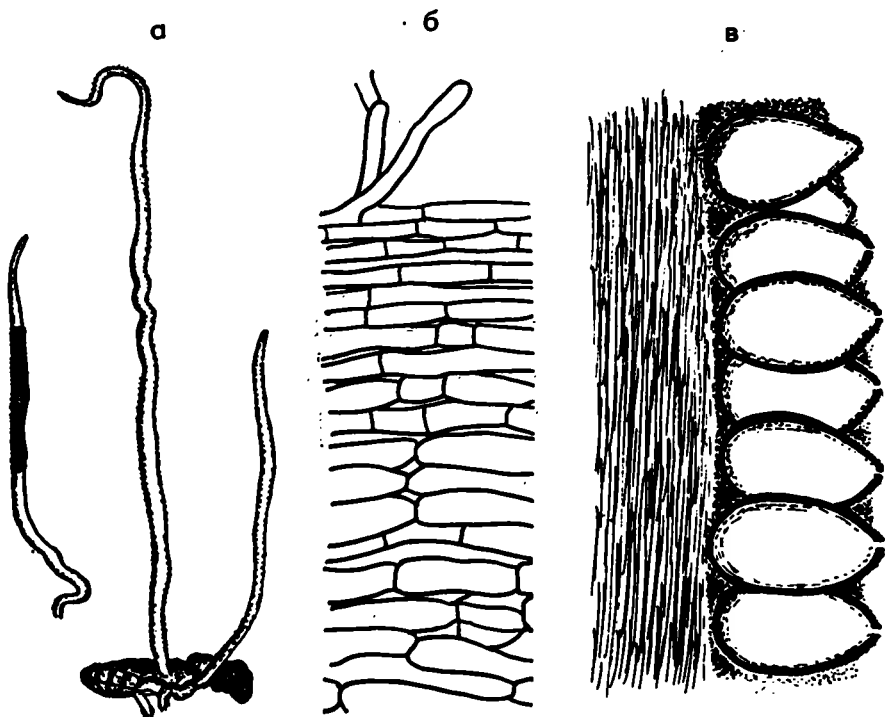


Рис. 20. *Cordyceps gryllotalpae* (по Kobayasi, 1941, кроме г и д):

а — внешний вид стромы ($\times 1$); б — периферический слой ножки в медиальном сечении ($\times 720$); в — продольный срез через плодущую часть стромы ($\times 100$); г — аски ($\times 800$); д — головки асков ($\times 1400$); е — отверстие перитерция в медиальном сечении ($\times 720$); ж — аскоспоры ($\times 970$).

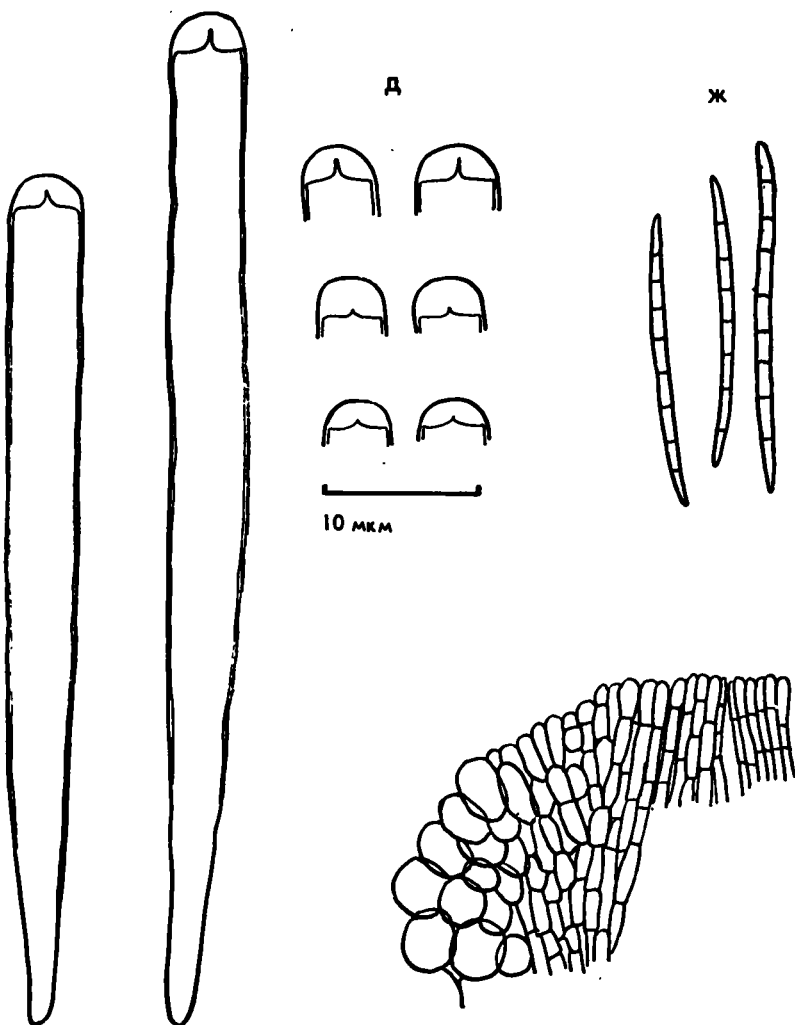
рующие, почти цилиндрические, $10-30 \times 4-5$ мкм, обычно утончающиеся к вершине в короткую нитевидную стеригму $8-14$ мкм дл. Конидии эллиптические или широковеретеновидные, $4-8 \times 2-2,5$ мкм, бесцветные, одиночные.

На червцах (*Lecanium corni*, Hemiptera) с ольхи (*Alnus*), орешника (*Coryllus avellana*) и других лиственных и кустарниковых пород.

Распространение в СССР: РСФСР (Курская обл.), Абхазская АССР, БССР (Минская, Брестская обл.), УССР (Киевская, Житомирская, Винницкая, Крымская обл.).

Общее распространение: США, Канада, Европа (Румыния, Польша, Австрия, ГДР, ФРГ).

Примечание: Впервые эпизоотии ложнощитовок, вызываемые *C. clavulata*, были зарегистрированы в лесах Соединенной Америки в 80-х годах прошлого столетия (Ellis, Everhart, 1892). В 1908 г. отдельно анаморфа гриба была обнаружена в Австрии. В лесах Каринтии гриб также вызывал массовое поражение щитовидных червцов. У нас в стране был отмечен в 1915 г. в Киевской обл. Неводовским и О. Экманом, а в 1916 г. — Л. Лебедевой в Курской обл. (Лебедева, 1916). Позже неоднократно отмечался на Украине (Лавитская, 1954; Коваль, 1963) и в других местах СССР (Евлахова, 1974).



Гриб выделяется в культуру. При культивировании его на питательных средах с добавлением органических соединений и вытяжек из ложнощитовок удалось получить строму с перитециями (Ибрагимов, 1954). Исследователи отмечают, что обычно распространены только две анаморфа и телеоморфа этого гриба. Однако о родовой принадлежности конидиальной стадии имеются противоречивые мнения. Э. Мейнс (Mains, 1950) считал, что Т. Петч (Petch, 1933) перенес ее из рода *Isaria* в род *Hirsutella* неправильно, и относил гриб к роду *Hymenostilbe*. Однако сам он замечал при этом, что фиаиды не образуют сплошного слоя, как это характерно для *Hymenostilbe*. Кроме того, не совсем типичное строение стеригм и наличие слизи вокруг конидий также более соответствуют роду *Hirsutella*. Эти противоречивые данные послужили основой для критического пересмотра этого вида, что было выполнено С. Балази (Balazy, 1971). В результате анализа имеющегося обширного материала, а также после исследования гриба в культуре С. Балази пришел к выводу, что это типичная *Hirsutella*. Таким образом, было восстановлено видовое название гриба, данное Т. Петчем, а предложенная Э. Мейнсом комбинация отнесена к синонимам.

Необходимо отметить, что все исследователи наблюдали избирательное поражение грибом только женских особей червецов.

Учитывая, что гриб является возбудителем эпизоотий червецов и то, что он выделяется и растет на искусственных средах в лабораторных условиях, можно прогнозировать его возможное применение.

C. gryllotalpae Ellis et Seaver, apud Lloyd (рис. 20), Myc. Writ., 1920, 6 : 913, pl. 142, fig. 1622 (nom. seminud.). Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Univ. Daig, 1941 : 70 fig. p. 71; Bull. Nat. Sci. Museum, 1981, 7, 1 : 8—9, fig. 9; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 101.

Syn.: *Cordyceps asiaticus* Hara et Oosumi, Botany a. Zoology, 1937, 5, 9 : 1743, fig. 1—2 (nom. seminud.). Oosumi, Botany a. Zoology, 1939, 7 : 947.

На поверхности насекомого палет отсутствует. Мицелий заполняет всю полость, постепенно образуя склероций белого цвета, плотный, слегка мучнистый по краям, состоящий из клеток 4—10 мкм толщ. Стромы одиночные или группами по одной — три, выходят между сегментами торакальной или брюшной части, цилиндрические, 3,5—7 см выс., 1,8—2 мм толщ., сначала бледно-охристые, затем серо-пепельные или грязно-белые, выполненные, слегка изогнутые на верхушке и иногда посредине, четко разделены на плодущую часть и ножку. Плодущая часть интеркалярная, 1,5—2 см выс., 2 мм толщ., со стерильным утончающимся кончиком. Верхний слой всей стромы образован гифами, расположенными параллельно, очень уплотненными, медиальный — более рыхло расположенными, раздутыми у перегородок до 15 мкм, переплетающимися. Перитеции полупогруженные, при созревании почти поверхностные, прямые, яйцевидные, 210—255 × 130—140 мкм, без четко выраженного отверстия. Ткань внутреннего слоя псевдопаренхиматическая, из везикулоподобных клеток с тонкой оболочкой, 7—14 мкм шир., ткань верхнего слоя состоит из ряда клеток 11,5—14 мкм шир., охристого цвета. Аски удлинено-ланцетовидные, 8-споровые, с узкой полушаровидной головкой, до 4 мкм выс., 50—70 × 7—9 мкм. Аскоспоры цилиндрические, на концах утонченные, 40—63 × 2—2,5 мкм, с семью-восемью перегородками, не распадаясь на отдельные клетки.

На нимфах медведки (*Gryllotalpa* sp., Orthoptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Япония, Корейский п-ов, Северная Америка (США).

Примечание. Вид довольно четкий, но в настоящее время создались сложности в понимании его объема. *C. gryllotalpae* получил свое название благодаря П. Ллойд, который подписал так гербарные образцы, хранившиеся в гербарии Нью-Йоркского ботанического сада. По этим образцам он позже был описан как вид. Однако диагноз вида составлен недостаточно полно, поскольку стромы были незрелыми. Это послужило поводом для Й. Кобаяши отнестись к образцам в Японии к этому виду, составив на их основании более полный диагноз (Kobayasi, 1941). Проводя ревизию североамериканских видов кордицепсов, Э. Мейнс отнес вид к сомнительным (Mains, 1958). Это заставило Й. Кобаяши более внимательно отнестись к виду, в результате чего на основании ана-

лиза образцов, собранных в Корею, он считает, что вид, приводимый нами в «Определителе энтомофильных грибов», можно относить к *C. gryllotalpae*, но вид, описанный им в монографии (Kobayasi, 1941), следует рассматривать как *C. coreana* Y. Kobayasi (1981) и отнести к нему в синонимы *C. gryllotalpae*, приняв полностью диагноз последнего. Поскольку при определении наших образцов мы полностью исходили из описания, имеющегося у И. Кобаяши, то, очевидно, должны трактовать его как *C. coreana*, чего не признает автор вида. К сожалению, авторское описание *C. gryllotalpae* очень скудно, и мы считаем более правильным оставить его как приоритетное в историческом плане. Очевидно, этот вид надо понимать шире и обозначать как *C. gryllotalpae* Ellis et Seaver apud Lloyd et Y. Kobayasi.

Мы неоднократно обнаруживали этот вид, он довольно распространен в длинных лесах, с июня по октябрь и может считаться одним из типичных для дальнепокаточной микрофлоры, подобно *C. sinensis* и *C. nutans*.

C. sinensis (Berk.) Sacc. (рис. 21), *Michelia*, 1878, 1 : 320. Syll. Fung. 1883, 2 : 577; Syll. Fung., 1891, 9 : 999; Cooke. Veg. Wasps., 1892 : 200, pl. 2, fig. 18; Massee, Ann. Bot., 1895, 9 : 24, pl. 2, fig. 17; Rev. Mycol., 1898, 20, pl. 178, fig. 17; Rehm, Ann. Mycol., 1904, 2 : 516—517; Lohwag, Oester. Bot. Zeitschr., 1923, 72 : 294; Sawada, 1931, Descr. Cat. Formosan Fungi, 1931, 5 : 34; Chandhuri, Trans. Br. mycol. Soc., 1931, 16, 2 : 203; Hara, Honzo, 1932, 5 : 29; Teng. Contr. Biol. Lab. Sc. Soc. China, 1932, 7 : 93; Sinensia, 1934, 3 : 292, fig. 12; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 73, fig. p. 74; Journ. Jap. Bot., 1977, 52, 9 : 269—272; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 102, рис. 76.

Syn.: *Sphaeria sinensis* Berk., Hooker, Lond. Journ. Bot., 1843, 2 : 207, pl. 8, fig. 1; *Ophiocordyceps sinensis* (Berk.), J. Kobayasi, Bull. Biogeogr. Soc. Jap., 1939, 9 : 270.

Мицелий на поверхности пораженных насекомых незаметен, а внутри их полости образует склероций белый, плотный. Гифы склероциальной ткани густосептированные, 2—3,5 мкм шир. Стромы одиночные, простые, выходят из передней части головы насекомого, образуя как бы продолжение его, но резко отличаются по цвету, буро-охристые, коричнево-бурые или темно-коричнево-черные. 4—5—7 см выс., 3—3,5—4 мм шир., хорошо разделяются на плодущую часть и ножку. Плодущая часть верхушечная, цилиндрическая или слегка цилиндрическо-веретеновидная, 2—2,5 см дл., 3—4 мм шир., выполюпленная внутри, иногда немного приплюснутая, с закругленной тупой верхушкой, состоит из тонких, 1,4—2,8 мкм шир., густосептированных гиф. Ножка более охристая, чуть тоньше плодущей части, но состоит из таких же гиф, за исключением перидия, который образуется черно-бурыми гифами, 2,8—5,6 мкм шир.

Перитерии поверхностные или полупогруженные, скученные, расположены прямо, яйцевидные, 400—430×200—290 мкм, толстостенные, с четко выраженными слоями. Верхний слой охристый, 20—25 мкм толщ., с неясно выраженной тканью. Нижний внутренний слой буро-черный, 3—5 мкм толщ., состоит из псевдопаренхимных клеток. Аски цилиндрические, к основанию утончающиеся, иногда слегка изогнуты, 220—280×11,5—13 мкм, 2—4-споровые, с полушаровидной головкой 3,5—7 мкм выс. и 7,5—8 мкм шир. Аскоспоры питевидные, бесцветные, на концах суженные, 215—

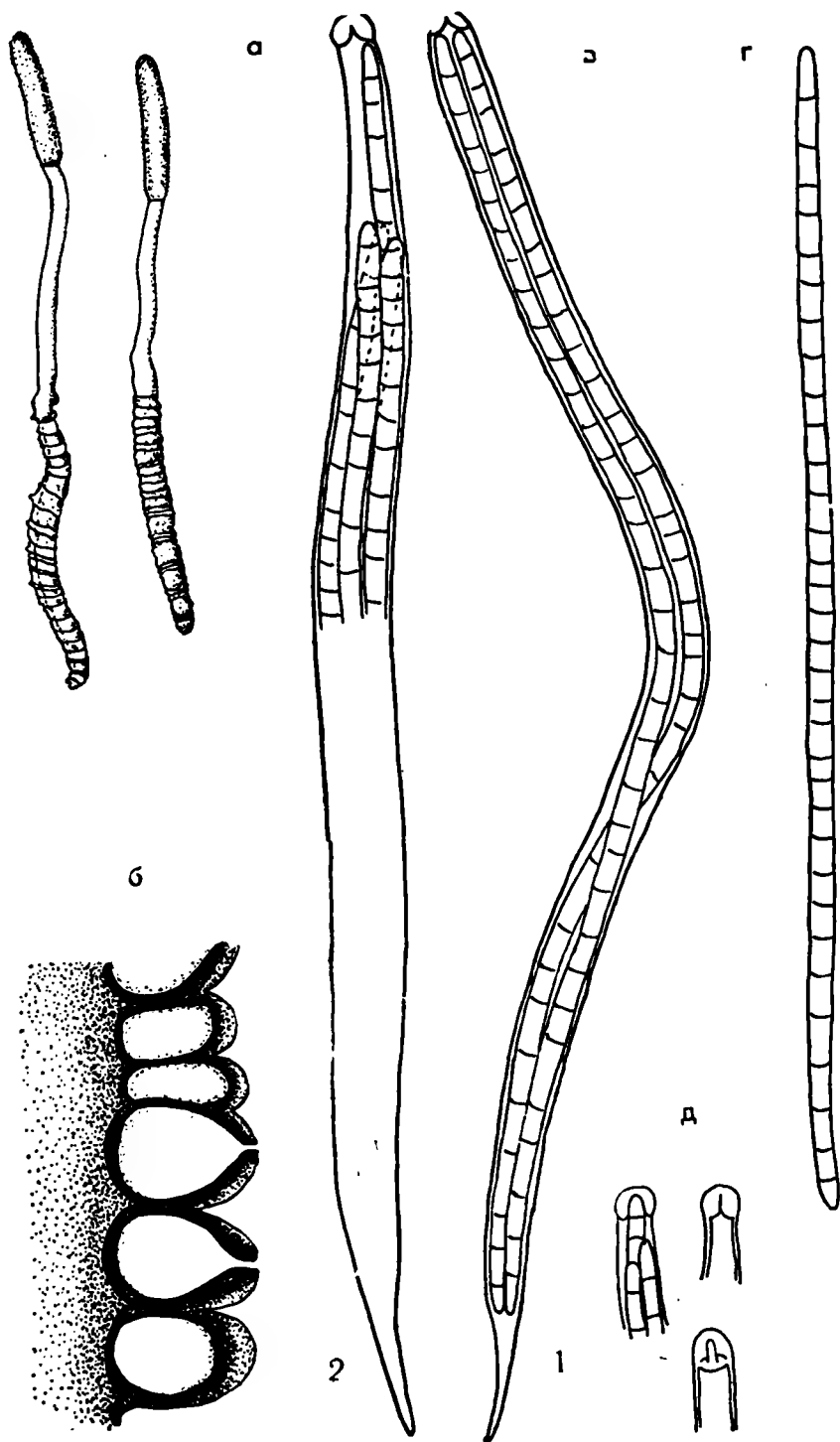


Рис. 21. *Cordyceps sinensis* (по Kobayasi, 1941):

а — стромы на гусеницах ($\times 1$); б — перитециальный слой при медиальном срезе ($\times 53$); в — аски ($\times 720$): 1 — двухспоровая, 2 — четырехспоровая; г — аскоспора ($\times 720$); д — головки асков ($\times 720$).

$265 \times 4-5$ мкм, с многочисленными перегородками, с расстоянием между ними $5-12$ мкм, не распадаются на отдельные клетки.

На гусеницах чешуекрылых (Lepidoptera, Nepialidae).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Китай (Сечуань), Тибет.

Примечание. Этот вид является эндемом Маньчжурской флоры и его можно считать одним из типичных для микофлоры Дальнего Востока.

В тибетской и китайской медицине используются высушенные плодовые тела гриба как противоастматическое средство (Ибрагимов, Ибрагимова, 1980) и против ряда заболеваний дыхательной системы (Kobayasi, 1977).

В Приморском крае встречается лишь на юге Хасанского и Владивостокского р-нов почти ежегодно, с июня по сентябрь. В культуру выделяется, хорошо растет на рисе, как и *C. militaris*. Нами поддерживалась его культура в течение шести лет. Плодовые тела при этом формировались, но были значительно меньше и светлее, чем обнаруживаемые в природе.

C. unilateralis (Tul.) Sacc. (рис. 22), Syll. Fung., 1883, 2 : 570. Cooke, Veget. Wasps, 1892 : 33; Massee, Ann. Bot., 1895, 9 : 15; Lloyd, Myc. Writ, 1925, 7 : 1351, pl. 330, fig. 3138; Mains, Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc., 1939, 55 : 124, pl. 20, fig. A—C; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 78; Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 208, fig. 41—43; Лавров, Зам. по фауне и флоре Сибири, 1949 : 68; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 103, рис. 78.

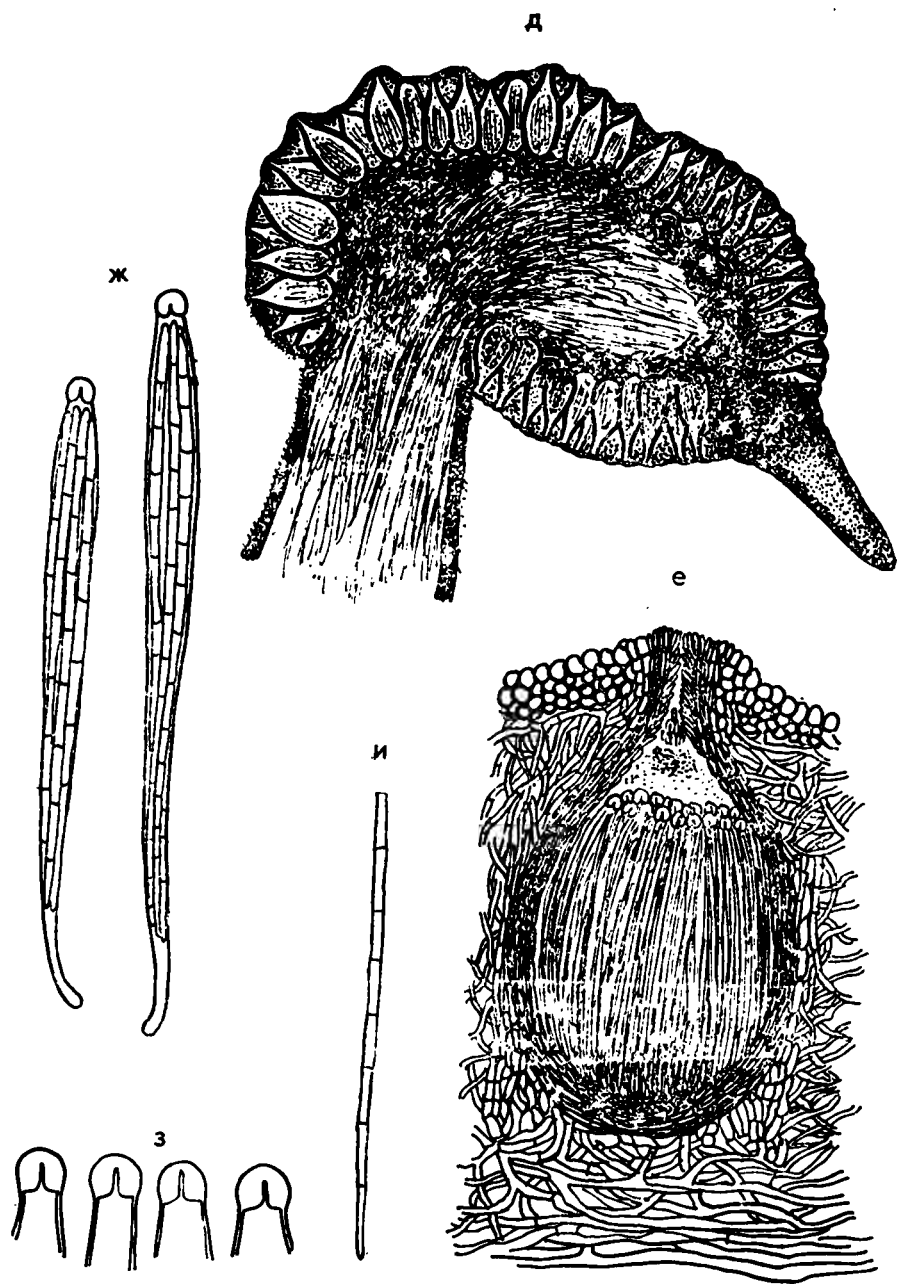
Syn.: *Torrubia unilateralis* Tul., Sel. Fung. Carp., 1865, : 3 : 18; *T. formicivora* Schroet., Krypt. Fl. Schles., 1894, 3, 2 : 276; *Cordyceps formicivora* (Schroet.) Sacc., Syll. Fung., 1895, 11 : 366; *Ophiocordyceps unilateralis* Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1931, 16, 1 : 74.

Пораженное насекомое покрыто хорошо заметным коричневым пушистым налетом, который частично переходит и на окружающий субстрат, как бы прикрепляясь к нему. Гифы тонкие, густосептированные, с клетками $4-6$ мкм дл. Стромы одиночные или группами по две-три, цилиндрические, согнутые в местах формирования плодущей части, светло- или темно-коричневые, $3-20$ мм дл. и $0,2-0,5$ мм толщ., хорошо разделяются на плодущую часть, стерильный кончик (до 1 мм) и ножку. Плодущая часть латеральная, подушковидная или бугорчатая, $1,5-3$ мм шир., войлочная, состоит из плотно переплетающихся продольных гиф $4-6$ мкм шир., прямых или извилистых, которые образуют хорошо заметный слой. Перидий до 10 мкм толщ., образуется плотными гифами, коричневыми или темно-коричневыми, кончики которых при выходе на поверхность образуют пушистый слой в виде волосков. Перитеции яйцевидные, $270-400 \times 130-180$ мкм, очень скученные, с неясными стенками и кортексом, состоящим из псевдопаренхимы. Аски веретеновидные или булабовидные, $125-250 \times 8-10$ мкм, с шаровидной четкой головкой $4-5$ мкм в диам. Аскоспоры слегка веретеновидные, $100-162 \times 25-3$ мкм, с многочисленными перегородками,



Рис. 22. *Cordyceps*

а — внешний вид стром на муравье ($\times 5$); б — различные формы стром, по Mains, 1940; в — часть стромы с боковым размещением перитециев, по Mains, 1958 ($\times 10$); г — кор- ($\times 50$); д — продольный срез через перитеций ($\times 270$); ж — аски ($\times 660$); з — головки



unilateralis:

типичная разбросанная боковая ($\times 5$), 2 — терминальная ($\times 10$), 3 — промежуточная ($\times 10$), текс, по Mains, 1958 ($\times 400$); е — продольный срез через плодущую часть стромы аска ($\times 1400$); и — аскоспора ($\times 660$).

клетки между ними 5—14 мкм, с четко выраженными утолщенными оболочками, не распадаются на отдельные клетки.

Анаморфа — *Hirsutella formicivora*.

Hirsutella formicivora Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1924, 10, 1 : 35. Mains, Mycologia, 50, 2 : 208.

Мицелий обильный, выходит на поверхность через прорывающиеся покровы между сегментами, буроватый, гифы 2—4 мкм шир., с перегородками, слегка разветвленные, буроватые или рыжеватые, часто разрастаются вокруг субстрата и фиксируют насекомое. Кормни светло-коричневые, группами, 1,5—6 мм выс., 0,3 мм толщ. Фиакиды бутылчатые, 12—20 × 2 мкм, сужающиеся к вершине и заостренные на ее конце. Конидии эллиптические или яйцевидные, 2—2,5 × 1—1,5 мкм, не находятся в слизи, но собраны в шаровидные головки 14—60 мкм в диам.

На муравьях (*Formica* sp., *Atta* sp., Hymenoptera).

Распространение в СССР: телеоморфа — РСФСР (Сибирь, Приморский край, Хабаровский край, о-ва Курильские, Кунашир); анаморфа — РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Северная и Южная Америка, о-ва Шри-Ланка, Ява; анаморфа — о-ва Шри-Ланка, Ява.

П р и м е ч а н и е. Хотя *C. unilateralis* был описан в Бразилии, но он, как оказалось, гораздо больше распространен в Северной Америке (Mains, 1958). Типовой образец оказался незрелым (он хранится в Парижском энтомологическом музее), поэтому описание его требовало дополнений, которые были внесены последующими исследователями.

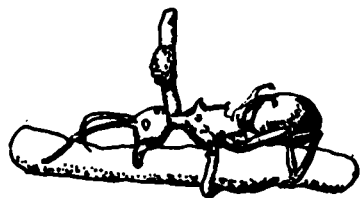
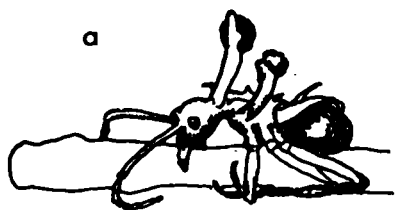
Не совсем ясной остается связь с анаморфой. Первые сведения о ней были получены Т. Petch (1924), во вместе с тем тот же автор считает, что анаморфой *C. unilateralis* может быть и *Isaria myrmecidae* (1934). Путаница возникает вследствие того, что У. Kobayasi (1941) приводит этот вид под названием *Hirsutella formicagum*, ссылаясь на Т. Петча, у которого этот вид назван *H. formicivora*. Сравнение диагнозов, проведенных этими исследователями, как они считают, для одного и того же вида, показывает, что эти виды значительно отличаются внешними признаками, размерами репродуктивных структур и даже распространением. В связи с этим можно разграничивать виды, и для *C. unilateralis* считать анаморфой *H. formicivora*, согласно приоритетному описанию, а для *C. unilateralis* var. *clavata* — *H. formicagum*, обнаруженную для этого гриба в Японии, т. е. в том же регионе, где выявлена телеоморфа. Это вполне обосновано, поскольку имеются исчерпывающие полные описания у автора вариетета вида, который считает анаморфой его *H. formicagum*. На этом основании приводим в соответствие номенклатуру всех упомянутых таксонов и уточняем автора вида для анаморфы *C. unilateralis* var. *clavata*. В Приморском крае дважды отмечались асковые и конидиальные спороношения на одних и тех же структурах.

C. unilateralis (Tul.) Sacc. var. *clavata* Kobayasi (рис. 23), Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 78. Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 103; De Andrade, Salgueirosa, 1981, 10, 3 : 671.

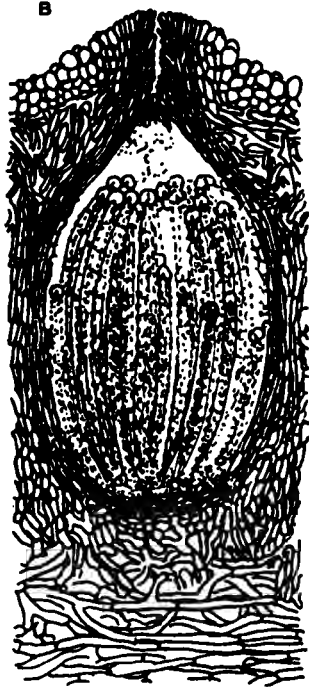
Пораженное насекомое покрыто еле заметным сероватым налетом, очень скудным, ограниченным передней частью грудного отдела.

Рис. 23. *Cordyceps unilateralis* var. *clavata* (по Kobayasi, 1941):

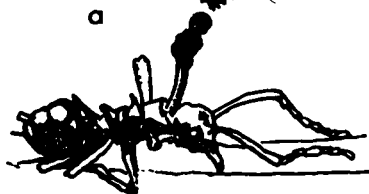
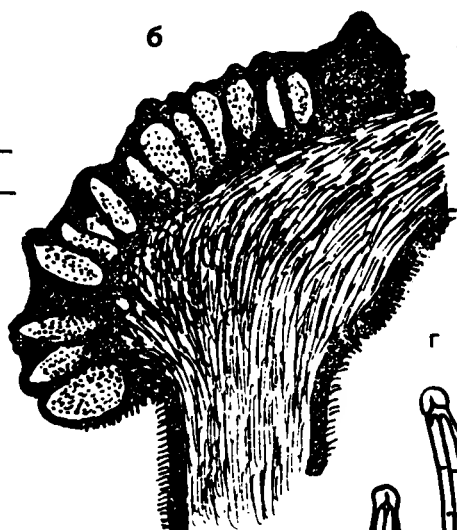
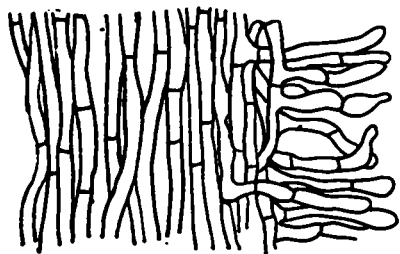
а — внешний вид стром на муравьях (×3); б — медиальный срез через плодущую часть стромы (×50); в — медиальный срез через перитетий (×270); г — аски (×660); д — головки асков (×1300); е — апикальная и базальная части аскоспоры (×750); ж — продольный срез через ножку (×600); з — утолщенные гифальные тела склеротированной ткани (×1100).



б



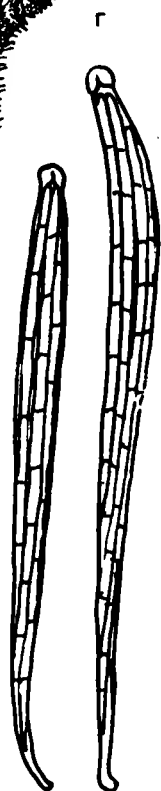
ж



д



е



з

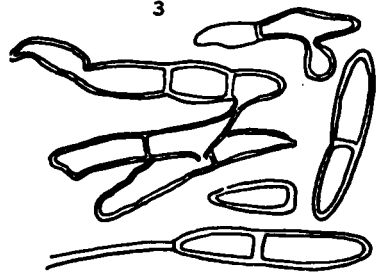


Рис. 24. *Hirsutella formicarum*:

а — внешний вид стром на муравьях: 1 — на муравье из подстилки ($\times 3$), 2 — на муравье, прикрепившемся к стеблю, по Kobayasi, 1941 ($\times 7$), 3 — на листогрызущем муравье, по Kobayasi, 1941 ($\times 8$); б — разные формы стром ($\times 5$); в — продольный срез через кореминальную строму ($\times 140$); г — фиалиды: 1 — ориг. ($\times 1450$), 2 — по Kobayasi, 1941; д — конидии ($\times 1450$).

Стромы 3—4,5 мм выс., серые, реже коричневатые, иногда беловатые. Перитеции 270×150 мкм. Аски булабовидно-цилиндрические, $105\text{--}157 \times 8\text{--}13$ (9—10) мкм, с полушаровидной головкой $4,2\text{--}5,5$ мкм шир. и 3,5 мкм выс., йодом не окрашиваются. Аско-споры нитевидные, к основанию суженные, $100\text{--}145 \times 3\text{--}4$ мкм, бесцветные, с 7—13 перегородками, с клетками между ними 7—18 мкм, не распадаются на отдельные клетки. В остальном — не отличается от типового вида.

Анаморфа — *Hirsutella formicarum*.

Hirsutella formicarum Kobayasi, comb. nova (рис. 24), Bull. Biogeogr. Soc. Jap., 1939, 9 : 278, fig. 3, pl. 11 (above). Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941: 220, fig. p. 219.

Мицелий обильный, выходит на поверхность через прорывающиеся покровы между сегментами, буроватый, гифы 2—4 мкм шир., с перегородками, слегка разветвленные, буроватые или рыжеватые, часто разрастаются вокруг субстрата и фиксируют насекомое. Коремии одиночные или группами, у основания часто раздваивающиеся, цилиндрические или нитевидные, 5—6,5 мм выс., 0,2 мм шир., у вершины заостренные, согнутые, почти коричневые, жестковатые, верхняя часть гладкая, охристая. Гифы внутреннего слоя продольные, плотно сплетенные, 2—3,5 мкм шир., септированные, гранулированные. Фиалиды длинные, 14—30 мкм выс., бесцветные, цилиндрические, эллиптические или веретеновидные, $8,5\text{--}10\text{--}17,5 \times 2,8\text{--}3,5\text{--}4,2$ мкм, к вершине утончаются в стеригмы, $7\text{--}14 \times 0,7\text{--}1$ мкм. Конидии яйцевидные, эллиптические или веретеновидные, $3\text{--}3,5\text{--}4,2 \times 1,5\text{--}2$ мкм, бесцветные, в слизи.

На муравьях (*Formica* sp., *Atta* sp., *Polyracis* sp., *Humenoptera*).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Япония, Южная Америка (Бразилия).

Примечание. Поскольку мы никак не могли разобраться в объеме этих таксонов, даже располагая вполне достаточным материалом, то длительное время считали, что варьетет вида у нас в стране не отмечен. Окончательное решение было принято после консультации с автором *C. unilateralis* var. *clavata*.

Секция *Semiclavicipitata*

C. elongata Petch (рис. 25), Trans. Br. mycol. Soc., 1937, 21, 1 : 47; Mains, Journ. Elisna Mitchell, Sci. Soc., 1939, 55 : 126; Mycologia, 1940, 32, 1 : 20; Mycologia, 1958, 50, 2 : 191; fig. 21; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 135.

Мицелий на пораженной куколке заметен только в местах выхода на поверхность стром, слегка желтоватый или грязно-желтоватый, состоит из гиф 4—5 мкм толщ. Стромы расположены небольшими группами по одной — три, цилиндрические, 3,5—11 см выс.,

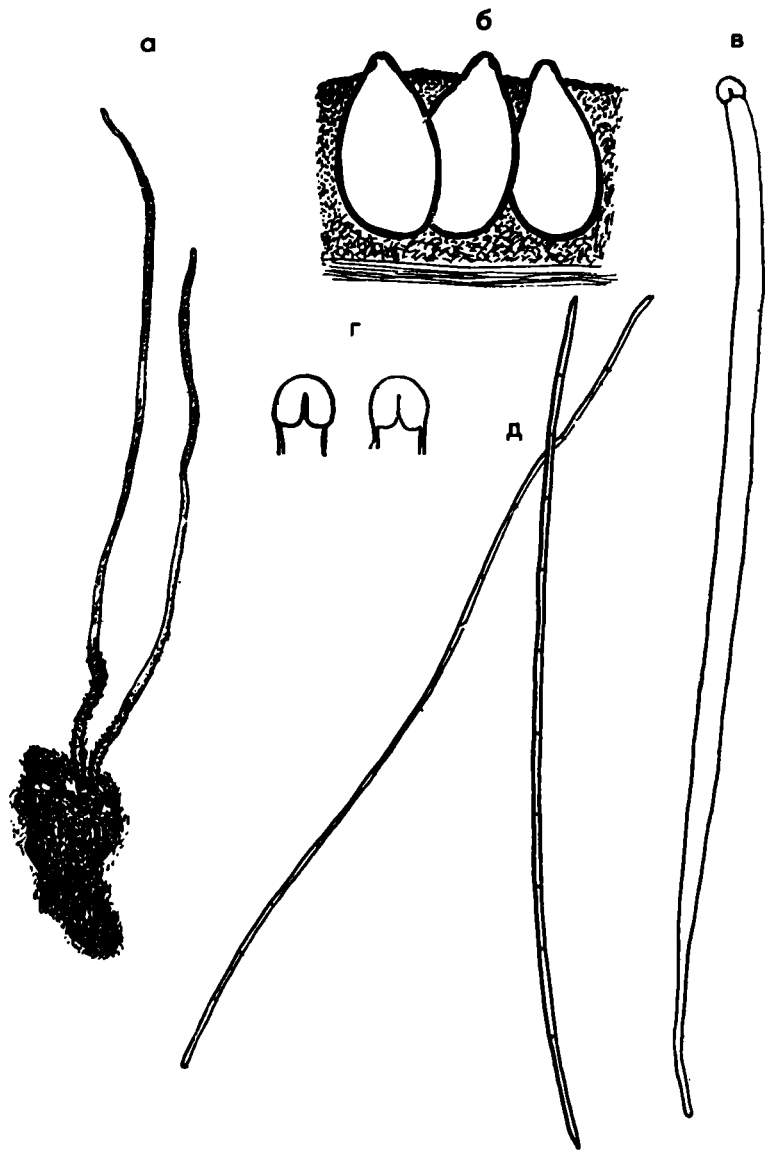


Рис. 25. *Cordyceps elongata*:

а — внешний вид стромы ($\times 1$), б — продольный срез через перитезии ($\times 60$);
 в — аска ($\times 800$); г — головки асков ($\times 1400$); д — аскоспоры ($\times 800$).

прямые, простые, на вершине тупо закругляются, часто со стерильным концом, разделяются на плодущую часть и ножку лишь с незначительной разницей в толщине и несколько большей по цвету. Плодущая часть верхушечная, 0,2—2 мм толщ., до 3 см дл., желтая или светло-желто-коричневая, с более темными точечками

выступающих устьиц созревших перитециев. Ножка по длине почти в два раза больше плодущей части, 0,5—1,5 мм толщ., светло-коричневая или коричнево-серая. Внутренняя осевая часть плодущей части и ножки состоит из бесцветных компактных продольных свободно переплетающихся гиф, внешний слой плодущей части состоит из плотно переплетающихся гиф, на которых располагаются свободно оканчивающиеся гифы, образующие войлочный слой, но без кортекса, а внешний слой поверхности ножки состоит из параллельно расположенных коричневых гиф. Перитеции удлинено-овальные, $350-480 \times 180-300$ мкм, светло-коричневые, с хорошо дифференцированными стенками до 25 мкм толщ., окученные, прямые, глубокопогруженные и выступают только устьицами при созревании. Аски 8-споровые, цилиндрические, $200-300 \times 8$ мкм, к основанию сужающиеся в небольшую, слегка изогнутую ножку, а к вершине расширяющиеся в шаровидную головку до 4 мкм выс.

Аскоспоры нитевидные, гораздо короче асков, $150-175 \times 2$ мкм, с многочисленными перегородками, образующими клетки 12—20 мкм дл., не отделяющимися по одной при созревании.

Анаморфа — *Hirsutella gigantea*.

Hirsutella gigantea Petch (pnc. 26), Trans. Br. mycol. Soc., 1937, 16, 1 : 48. Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig. 1941 : 135; Mains Mycologia, 1951, 43 : 6; Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 191.

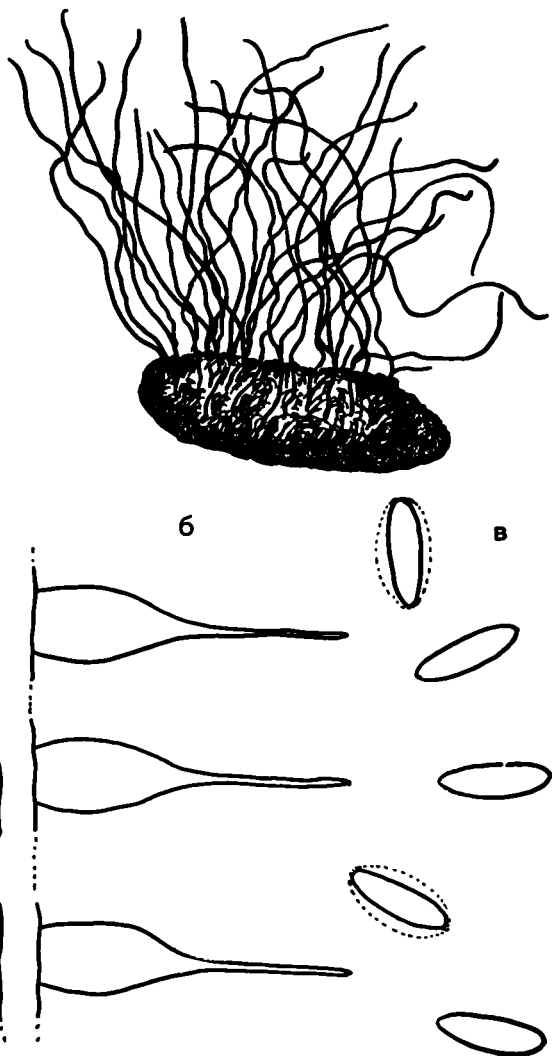


Рис. 26. *Hirsutella gigantea* (no Mains, 1951):
а — внешний вид коремий ($\times 8$); б — аскоспоры ($\times 2000$);
в — конидии ($\times 200$).

Мицелий на поверхности пораженных куколок и коконов почти незаметный, коричневых оттенков, пушистый. Коремии многочисленные, простые или слегка разветвленные у основания, нитевидные, немного утончающиеся к вершине, 2—10 см дл. и 0,5—1 мм толщ., коричневые, у основания оливковые, с налетом, немного пушистые, состоят из плотно переплетающихся, параллельно расположенных продольных коричневых гиф, 2,5—3 мкм толщ. Фиакиды группами или скученные, формируются латерально на гифах внешнего слоя коремии, основная часть их почти эллиптическая или вытянутая, $10-18 \times 5-8$ мкм, на вершине вытянутая в длинную шпоровидную стеригму 10—20 мкм дл. Конидии удлинненно-яйцевидные, слегка заостренные на концах, $5-8 \times 2-2,5$ мкм, некоторые из них в каплях слизи и тогда их диаметр — 6—16 мкм.

На личинках, куколках и коконах чешуекрылых (Lepidoptera).

Распространение в СССР: телеоморфа — РСФСР (Приморский край), анаморфа — БССР (заповедник «Беловежская пуща»).

Общее распространение: Северная Америка.

П р и м е ч а н и е. Вид довольно часто встречается в Северной Америке и отмечался разными исследователями еще начиная с 1888 г., хотя описан гораздо позже. У нас в стране обнаружен только на Дальнем Востоке; вид довольно редкий, в Приморье локализован на юге Владивостокского р-на. Исследователи этого вида отмечают, что он близок к *C. militaris*, от которого отличается цилиндрической формой и цветом стромы, а также тем, что аскоспоры его не распадаются на отдельные клетки (Petch, 1937; Kobayasi, 1941; Mains, 1958).

Автор вида Т. Петч считал, что анаморфой его является *Hirsutella gigantea* Petch, которая хорошо отличается от остальных видов этого рода более крупными размерами коремии и формой фиакид (Petch, 1937). Однако совместно телеоморфа и анаморфа обнаружены не были ни в природе, ни в лабораторных условиях, хотя *H. gigantea* хорошо растет в культуре.

Интересно замечание Т. Петча о том, что размер конидий зависит от размеров пораженного насекомого (Petch, 1937).

C. paludosa Mains (рис. 27), E. Mains, Papers Mich. Acad. Sci., 1940, 25 : 83. Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 180, fig. 1—3; Kobayasi, Bull. Nat. Sci. Mus., 1980, 6 : 3 : 79, fig. 4.

Стромы одиночные или реже по две-три, очень нежные, цилиндрические, слегка изогнутые, утончающиеся к вершине, 5,5—13 см выс., 0,8—1,2 мм толщ., серые, коричнево-серые, при высыхании буреющие. Плодущая часть верхушечная, 2—4 см дл., со стерильным кончиком, 0,5—1,5 см дл., утончающимся до 0,2 мм. Ножка светло-серая, позже коричневеет, изогнутая, с небольшими бороздками, у основания опушенная. Перитеции поверхностные, легко отламываются, и, вероятно, поэтому расположены не сплошным слоем, а участками, скученные, многочисленные, серо-коричневые, с более темной верхушкой, узкояйцевидные или почти конусовидные, $800-855 \times 375-410$ мкм, с толстыми двуслойными стенками до 50 мкм толщ. Аски цилиндрические, $480-550 \times 8-10$ мкм, с шаровидной головкой до 4 мкм диам. Аскоспоры нитевидные, бесцветные, $450-520 \times 2-2,5$ мкм, с многочисленными перегородками, с длиной клеток между ними 12—18 мкм, но не распадаются на отдельные клетки.

На личинках чешуекрылых (Lepidoptera).

Распространение в СССР: Приморский край (Владивостокский р-н).

Общее распространение: Северная Америка (Штат Мичиган).

П р и м е ч а н и е. Вид представляет большой интерес как объединяющий характерные черты нескольких секций; аскоспоры не распадаются на отдельные клетки, но форма аскоспор нитевидная. Вид очень близок к *C. superficiales* по габитусу, окраске и расположению перитециев, а также сходен по строению стромы с *C. michiganensis*, но отличается от обоих большим размером стром, перитециев и всок. Возможно, вид является промежуточным, а аскоспоры не распадаются на отдельные клетки лишь потому, что не созрели.

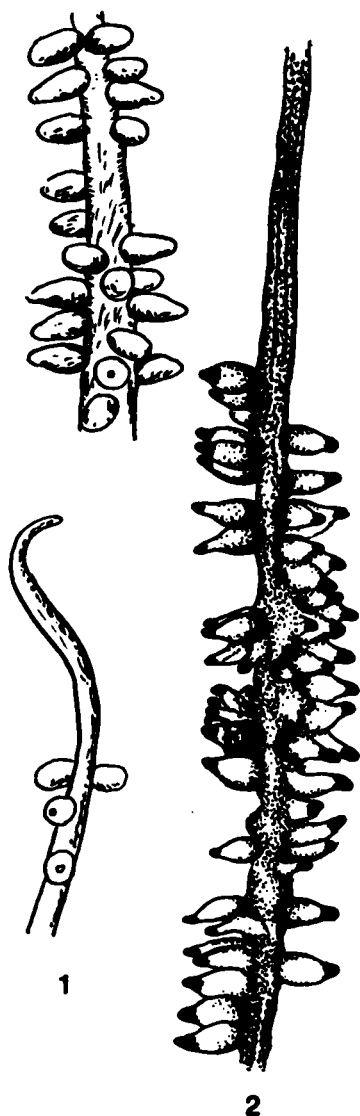
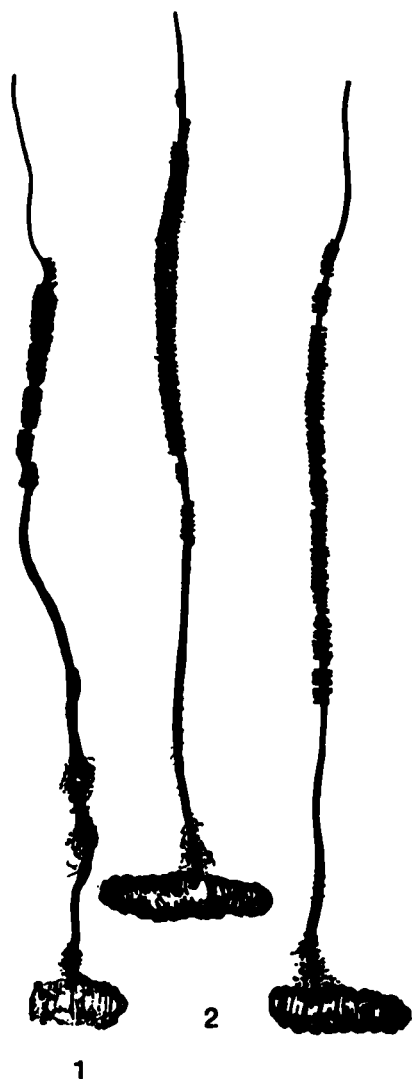
C. stylophora Berk. et Br. (рис. 28), Journ. Linn. Soc. Bot., 1857, 1 : 158, pl. 1. Saccardo, Syll. Fung. 1883, 2 : 568; Ellis et Everhart, North Amer. Pyrenom. 1892 : 61; Cooke, Veg. Wasps, 1892, 109; Masee, Ann. Bot., 1895, 9 : 16; Seaver, North Amer. Flora, 1910, 3, 1 : 51; Mycologia, 1911, 3 : 213, pl. 54, fig. 1; Hara, Nawa's Insect. World, 1913, 18, 195 : 39; Bot. Mag. Tokyo, 1914, 27 : 347; Honzo, 1933, 9 : 65; Teng, Sinensia, 1934, 4 : 293, fig. 20; Mains, Trans. Amer. Phil. Soc., 1935, 24, 4 : 267, pl. 11, fig. E—F; Mycologia, 1937, 29 : 676; Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc., 1939, 55 : 126; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig. 1941 : 136; Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 214, fig. 50—52; Kobayasi, Journ. Jap. Bot., 1979, 54 : 4 : 117, fig. 7.

Мицелий на поверхности пораженного насекомого выступает только возле выходящей стромы, светло-коричневый, пушистый, гифы 3—4 мкм толщ. Стромы одиночные, простые, прямые или слегка изогнутые, 1,5—4,5 см дл., серо-коричневые, охристо-коричневые, рыжевато-коричневые, коричневые до темно-коричневых, одноцветные, разделяются на стерильный кончик, плодущую часть и ножку. Плодущая часть цилиндрическая, до 2,2 мм толщ., 2—2,5 см дл., образуется вокруг центрального основания стромы так, что создается впечатление, будто она, как муфта, одевает его. Стерильный кончик до 2 см дл., у основания до 1 мм, к вершине извилисто изгибаюсь, утончается до 0,2 мм. Ножка 0,5—1 мм толщ., у основания покрыта волосками, чуть выше — пушистая. Центральная внутренняя часть стромы состоит из плотных продольных бесцветных или светло-коричневых гиф до 5 мкм толщ., внешняя часть сформирована из более плотных коричневых гиф, более тонких, до 3—4 мкм толщ., густосептированных. Гифы опушения ножки темно-коричневые, до 0,5 мм дл., соединены по две-три, образуя загнутый волосок до 0,1 мм толщ. Внешний слой плодущей части отличается более компактным строением, гифы его свободно, но плотно переплетаются, образуя кортекс до 10 мкм выс. Перитеции овальные, прямые, скученные, глубокопогруженные и только при созревании выступающие устьицами, 240—420 × 144—240 мкм, толстостенные, со стенками до 35 мкм, коричневые. Аски почти цилиндрические или почти булавовидные, 170—220 × 8—10 мкм, сужающиеся к основанию и расширяющиеся в шаровидную головку до 3 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, 102—164 × 2—3 мкм, с многочисленными перегородками и клетками между ними 12—20 мкм дл., не распадаются.

Анаморфа — *Hirsutella stylophora*.

a

б



Hirsutella stylophora Mains (рис. 29), Mycologia, 1951, 1, 43, 6 : 702. Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 215.

Мицелий на поверхности почти отсутствует, заметны только небольшие участки его, коричневый, слабо пушистый. Коремии образуются прямо на пораженном насекомом или как ответвления у основания сумчатой стромы, шиловидные, 1,5—4,5 см дл., 0,2—1,0 мм

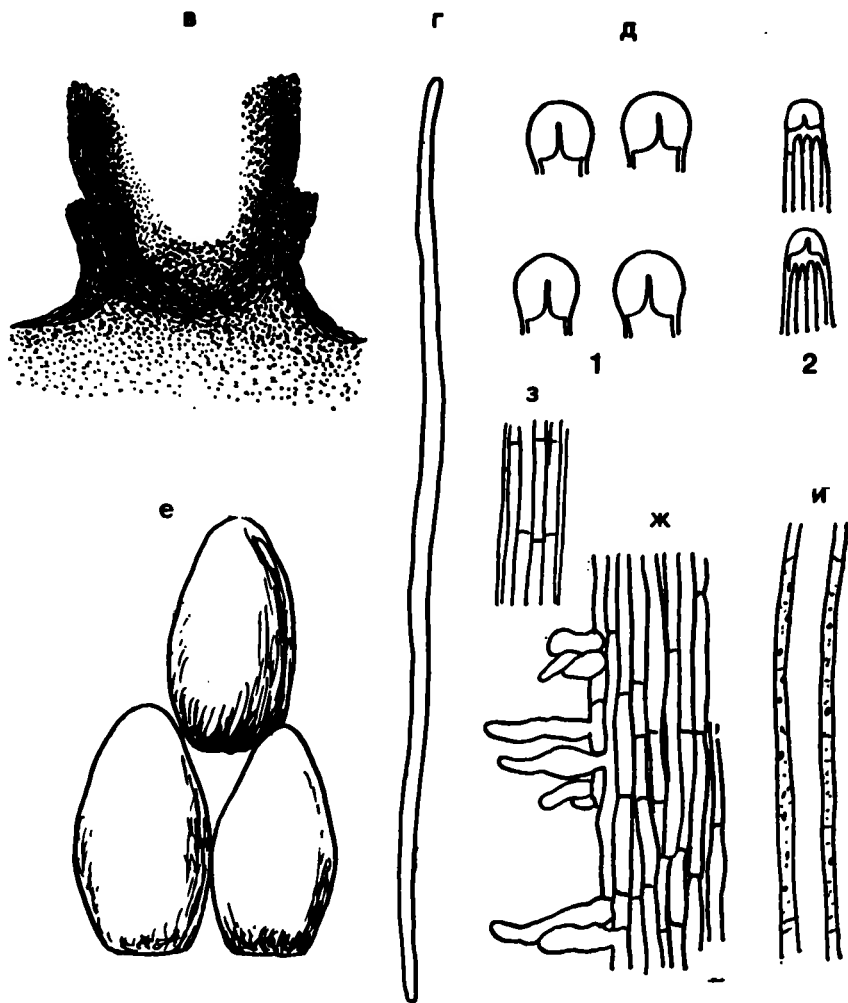
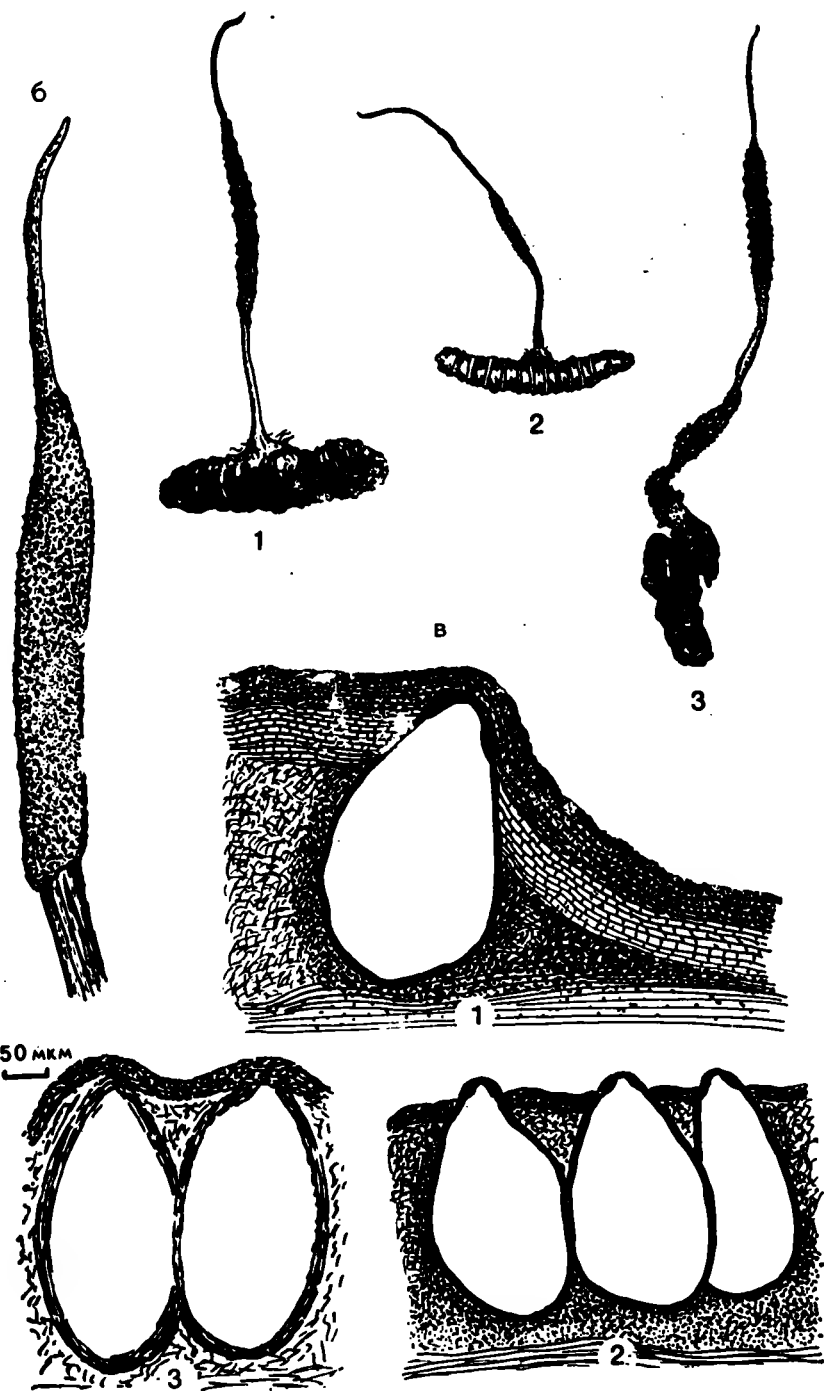


Рис. 27. *Cordyceps paludosa*:

а — внешний вид стром; 1 — по Mains, 1940, 2 — ориг. ($\times 1$); б — часть стромы с перитециями: 1 — по Mains, 1940 ($\times 10$), 2 — по Kobayasi, 1980 ($\times 13$); в — основания перитеция, выступающего из стромы, по Mains, 1958 ($\times 120$); г — аска, по Mains, 1958 ($\times 300$); д — головки асков: 1 — по Mains, 1958 ($\times 1400$), 2 — по Kobayasi, 1980; е — группа перитециев; ж — перидиальный слой и внутренняя ткань стромы; з — фрагмент аски; и — фрагменты аскоспор (е—и — по Kobayasi, 1980).

толщ., темно-коричневые, пушистые у основания, серо-коричневые и слегка порошачие у вершины. Фиалиды образуются в верхней части коремий и иногда даже на поверхности основания асковых стром, скученные, формируются на гифах, $6-10 \times 3-4$ мкм, бутылчатые или эллиптические у основания, на вершине вытянуты в длинную волосовидную стеригму $8-22$ мкм дл., бесцветные, гладкие. Коидии яйцевидные или почти веретеновидные, $5-8 \times 2,5-4$ мкм, покрыты тонким бесцветным шаром слизи.



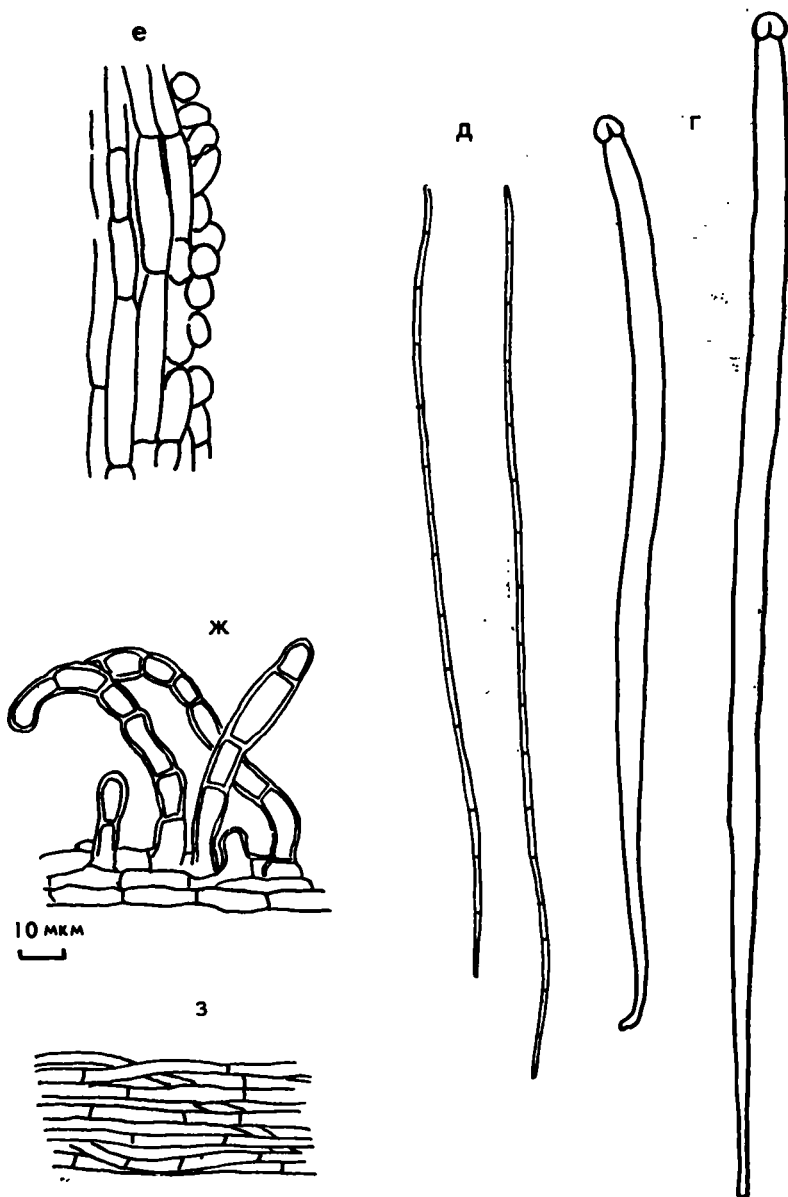


Рис. 28. *Cordyceps stylophora*:

а — внешний вид стром: 1 — ориг. ($\times 1,5$), 2 — по Mains, 1950 ($\times 2$), 3 — по Mains, 1958 ($\times 1$); б — плодущая часть стромы со стерильным кончиком ($\times 7$); в — продольный срез через фрагмент плодущей части с перитециями: 1 — по Mains, 1958 ($\times 120$), 2 — ориг. ($\times 100$), 3 — по Kobayasi, 1980; г — аски ($\times 660$); д — аскоспоры ($\times 660$); е — перидиальный слой плодущей части; ж — волоски опушения ножки; з — внутренняя ткань ножки (е—з — по Kobayasi, 1980).

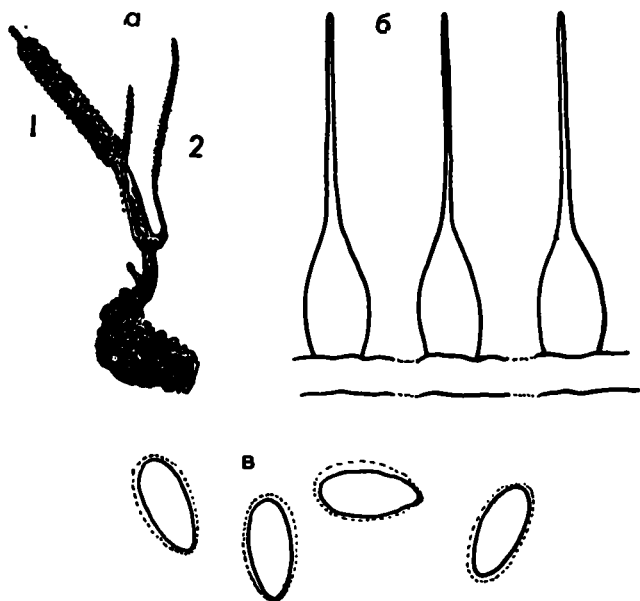


Рис. 29. *Hirsutella stylophora*:

а — внешний вид ($\times 1$);
1 — телеморфа, 2 — ана-
морфа; б — фиалиды
($\times 2000$); в — конидии
(б, в — по Mains, 1951).

На личинках шелкунов (Elateridae, Coleoptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Северная Америка, Япония, Китай.

П р и м е ч а н и е. Вид довольно редкий у нас в стране, хотя в соседних странах (Китай, Япония) обычен. Интересен резко отличающимся строением стромы. Длительное время анаморфой считали *Isaria laxa* (Kobayasi, 1941), хотя Т. Петч (Petch, 1937) указывал, что анаморфа относится к роду *Hirsutella*, что позже подтвердилось. Оказалось, что у этого вида конидиальные спороношения образуются на одних и тех же стромах, что свойственно немногим видам кордицепсов. Автор вида *Hirsutella stylophora* Э. Мейнс (Mains, 1951) отмечает, что сначала строма функционирует как конидиальная, а затем уже как асковая, но иногда они функционируют вместе. Кроме того, он указывает еще на одну особенность *C. stylophora* — его аски и аскоспоры созревают только после перезимовки (Mains, 1941). Э. Мейнс (Mains, 1958) считает специфическую структуру портекса плодущей части основанием для выделения этого вида в отдельный подрод *Cystocordyceps* Mains, что, на наш взгляд, необоснованно. Это мнение разделяют другие исследователи (Evans, Samson, 1982).

***C. washingtonensis* Mains (рис. 30), Mycologia, 1947, 39, 5 : 535. Mains, 1958, 50, 2 : 191, fig. 20.**

Мицелий только внутри пораженной куколки, гифы бесцветные, в массе желто-кремовые, 5 мкм толщ. Строма одиночная, веретеновидно-цилиндрическая или удлинненно-булавовидная, 1,5—3,5 см выс., 2—6 мм шир. и до 1,5—2 мм у вершины, сернисто-желтая, лососево-желтая, при высыхании становится грязно-белой. Плодущая часть верхушечная, с тупой верхушкой, с небольшой стерильной бороздкой при переходе в ножку, до 2 см. выс. Ножка полая, при высыхании сплющивается, гладкая, с небольшими бороздками, гораздо светлее плодущей части, в молодом состоянии почти белая, 3—4 мм шир., иногда до 5—6 мм, т. е. по ширине не отличается от

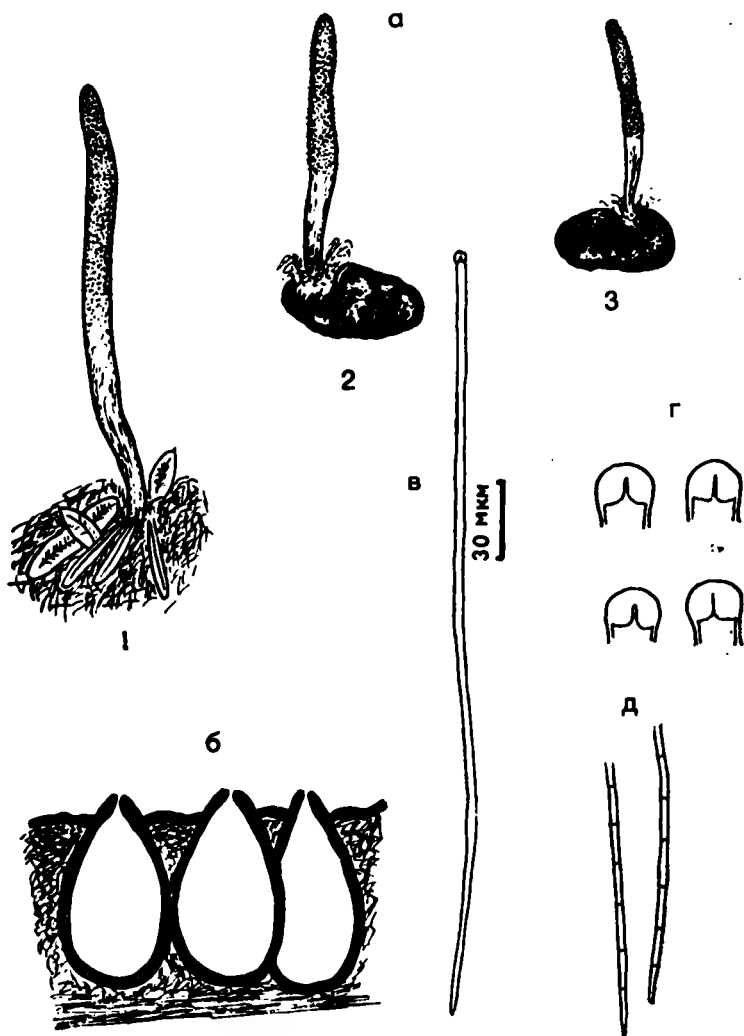


Рис. 30. *Cordyceps washingtonensis*:

а — внешний вид стром: 1 — по Mainz, 1958 ($\times 2$), 2, 3 — ориг. ($\times 1$); б — продольный срез через перитеции ($\times 35$); в — аска; г — головки асков ($\times 1400$); д — концы аскоспор ($\times 1400$).

плодущей части у основания и шире ее верхушки. Перитеции яйцевидные, скученные, прямые, глубокопогруженные, $450-644 \times 252-385$ мкм, с утолщенными однослойными стенками до 20 мкм толщ. Аски булавовидные, $300-418 \times 3-3,5$ мкм, с небольшой приплюснутой головкой 2 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, $80-110 \times 1-1,5$ мкм, не распадаются на членики.

На куколках и личинках чешуекрылых (Lepidoptera).

Распространение в СССР: Приморский край (сopка Хуалаза).

Общее распространение: Северная Америка (штаты Вашингтон, Мичиган).

Примечание. Вид чрезвычайно близок к *C. militaris*, возможно, один из варьетов его. Автор вида Э. Мейнс указывает, что *C. washingtonensis* отличается от *C. militaris* цветом стром, булавовидными асками и аскоспорами. В авторском описании вида вписано: «asci clavate, ascospores subclavate», но тут же приводятся их размеры — соответственно аски $300-418 \times 3-3,5$ мкм и аскоспоры $80-110 \times 1-1,5$ мкм, т. е. совершенно не соответствуют диагнозу. Правильнее было бы писать: аски цилиндрические, а аскоспоры — нитевидные.

То, что аскоспоры не распадаются на отдельные клетки, скорее всего можно объяснить их незрелостью, так как по строению это типичные распадающиеся аскоспоры. Нами было собрано два экземпляра этого вида в июле, в очень ограниченном районе, в лесах у подножья г. Хуалаза. Аскоспоры также не распадались, но у собранных нами там же типичных *C. militaris* еще были незрелыми и тоже сплошными.

Мы отличаем этот вид по форме и цвету стромы.

Ключ для определения секций и видов подрода *Cordyceps* Y. Kobayasi

1. Стромы примитивного строения, до 4 мм выс., перитеции немногочисленные, только на верхушке стромы, обычно в 1—2 ряда, на бабочках чешуекрылых 1 секция *Racemella* *C. tuberculata* (с. 124)
- Стромы сложного строения, цилиндрические, булавовидные и т. д., перитеции многочисленные, густо расположены на хорошо дифференцированной плодущей части, на куколках, коконах и личинках насекомых, реже на пауках 2
2. Перитеции почти поверхностные и погружены лишь основанием или полупогруженные 2 секция *Superficiata* . 5
- Перитеции погружены в строму и выступают только устьицами при созревании 3
3. Стромы широко-цилиндрические, яйцевидные или полушаровидные, на грибах из родов *Elaphomyces* и *Claviceps* 5 секция *Cordylia* 40
- Стромы другого строения, на насекомых и пауках 4
4. Стромы цилиндрические, булавовидные, реже полушаровидные, на различных насекомых и пауках 3 секция *Militariata* 12
- Стромы исключительно на лесных клопах 4 секция *Curvata* 39
5. Стромы 1,5—2,5 мм, сначала яркие, с оранжевым оттенком, затем коричневеют, на маленьких паучках с листьев и хвоя *C. thaxteri* (с. 144)
- Стромы на насекомых 6
6. Стромы крупные, 10—36 см, одиночные, цилиндрические, с тупой верхушкой, серовато-бурые, ножка морщинистая, веревчатая, коричнево-бурая, на куколках и личинках чешуекрылых *C. larvarum* (с. 139)
- Стромы более мелкие, до 10 см выс. 7
7. Стромы белые или желтовато-серые, 20—22 мм выс., одиночные, но разветвленные у основания, цилиндрические, с за-

- кругленной верхушкой, на куколках и личинках чешуекры-
 лых *C. deflectens* (с. 134)
- Стромы другой окраски 8
8. Стромы с оттенками охристых тонов 9
- Стромы другой окраски 11
9. Стромы одиночные, не превышают 20 мм выс., со стерильным
 кончиком 10
- Стромы скученные, 30—40 мм выс., цилиндрические, светло-
 охристые, перитеции легко отламываются, оголяя довольно
 большие участки строны, на куколках чешуекрылых
C. crinalis (с. 131)
10. Стромы охристые, охристо-оранжевые, 5—17 мм выс., цилинд-
 рические, плодущая часть верхушечная, на личинках жуков
 *C. variabilis* (с. 147)
- Стромы ржаво-охристые, буреющие, до 15 мм выс., плодущая
 часть латеральная, на личинках двукрылых
C. corallomyces (с. 129)
11. Стромы до 2 мм выс., телесного цвета, с желтоватыми пери-
 тециями, на куколках чешуекрылых
C. hokkaidoensis (с. 135)
- Стромы 1—5 см выс., светло-серые, серо-коричневые, чернею-
 щие, на личинках жуков *C. superficialis* (с. 141)
12. На пауках *C. arachnecicola* (с. 150)
- На насекомых 13
13. На муравьях *C. myrmecophila* (с. 198)
- На других насекомых 14
14. Стромы белые или лимонно-белые, скученные, булавоидные,
 12—22 мм выс., на чешуекрылых
C. albo-citrinus (с. 149)
- Стромы иной окраски 15
15. На цикадах 16
- На чешуекрылых, двукрылых, жуках 18
16. Стромы одиночные, реже по две, со стерильным кончиком
 17
- Стромы многочисленные, по пять — восемь, скученные, почти
 сросшиеся у основания, выходят одним стволом из головки
 пораженного насекомого, 2—2,5 см выс., цилиндрические,
 серповидно изогнутые, с заостренным кончиком, охристые
 *C. kobayasii* (с. 179)
17. Стромы умбрового цвета, на вильчато разветвленной почке,
 шиловидно утончающиеся к вершине, шероховатые, до 6 см
 выс. *C. owariensis* (с. 206)
- Стромы булавоидные или цилиндрические с заостренной вер-
 хушкой, 2—8 см выс., темно-желтые, красновато- или пур-
 пурно-коричневые *C. sobolifera* (с. 213)
18. Плодущая часть строны шаровидная, полушаровидная, яйце-
 видная или эллипсоидальная 19
- Плодущая часть строны булавоидная, цилиндрическая или
 другой формы подобного типа 23

19. На осax *C. ditmari* (с. 158)
 - На куколках, коконах и личинках чешуекрылых и жесткокрылых 20
20. Стromы одиночные 21
 - Стromы многочисленные, скупченные или группами по 2—4, 3,5—4 см выс., светло-вишневo-красные, при старении тускло-коричневые, на личинках жесткокрылых *C. entomorrhiza* (с. 160)
21. Стromы мощные, большие, до 14 см выс., бледно-рыжие или охристые, при высыхании становятся восковидными, блестящими и липкими, на личинках жесткокрылых *C. gracilioides* (с. 172)
 - Стromы до 2 см выс., более мелкие 22
22. Стroma 13—18 мм выс., желтая, лимонно-желтая или грязно-желтая, на личинках жесткокрылых *C. neo-volkiana* (с. 201)
 - Стroma 15—19 мм выс., темно-красная, коричневая или темно-коричневая, до охристой, на личинках чешуекрылых *C. gracilis* (с. 174)
23. Стromы различных оттенков красного и оранжевого цвета, охристые, бурые, коричневые, темнеющие до черных 30
 - Стromы различных оттенков желтого цвета 24
24. Стromы одиночные 25
 - Стromы многочисленные 26
25. Стroma выходит из апикального конца куколки, языковидная, сплюсненная или почти плоская, с загнутым краем, на котором размещаются перитеции, до 5 см выс., желтовато-рыжая, при высыхании бледно-рыжая, на личинках и куколках чешуекрылых *C. vorobjovii* (с. 227)
 - Стroma выходит между сегментами без строгой локализации, простая или вильчато разветвленная, 3—9 см выс., плодущая часть с наплывом на ножку, почти билатеральная, сернисто-желтая, светло-желтая, ножка более темная, на личинках жесткокрылых *C. melolonthae* (с. 187)
26. Стromы простые, не срастающиеся у основания 27
 - Стromы простые или разветвленные, сросшиеся у основания 28
27. Стromы группами по три-четыре, булавовидные, 10—60 мм выс., бледно-желтые или бледно-коричневые, на личинках и куколках чешуекрылых *C. flavo-brunnescentis* (с. 169)
 - Стromы многочисленные, 15—60 мм выс., ярко-желтые, ножка коричнево-красная, обычно согнутая, на личинках и куколках чешуекрылых *C. polyarthra* (с. 208)
28. Стromы, срастающиеся у основания и образующие один общий мощный ствол до 1 см выс. и 1 см толщ., напоминающие *Clavaria*. Плодущая часть интеркалярная, со стерильным заостренным изогнутым кончиком, лимонно-желтая, при высыхании коричневеет, на личинках и куколках чешуекрылых *C. taylori* (с. 226)

- Стромы иного строения 29
- 29. Стромы по 5—7, до 2 см, яркие, желтые или янтарно-желтые, становятся красно-коричневыми, сросшиеся у основания, вильчато разветвленные, реже простые, на личинках жесткокрылых *C. erotyli* (с. 167)
- Стромы до 1,5 см выс., многочисленные, желтые, рыжеющие, становятся рыжевато-коричневыми, сросшиеся у основания, со стерильным кончиком, на личинках жесткокрылых *C. gemella* (с. 171)
- 30. Стромы охристые, бурые, коричневые, темнеющие до почти черных 31
- Стромы разных оттенков красного и оранжевого цвета . . 34
- 31. Стромы охристые, многочисленные, выходяг с концов куколки, скученные, цилиндрические, 1,5—12 см выс., на чешуекрылых *C. nikkoensis* (с. 204)
- Стромы бурые, коричневые, темнеющие до почти черных 32
- 32. Стромы свыше 5 см, одиночные, бурые до почти черных или темно-коричневые 33
- Стромы 30—40 мм выс., одиночные или сросшиеся по две-три, кожано-бурые или бурые с желтым оттенком *C. chualasae* (с. 155)
- 33. Строма темно-коричневая, до 11 см выс., со стерильным кончиком, выходит между сегментами, на куколках и личинках чешуекрылых *C. atrobrunnea* (с. 153)
- Строма бурая, почти черная, выходит из апикального конца куколки, жесткая, до 20 см выс., на чешуекрылых *C. lacroixii* (с. 180)
- 34. Стромы окрашены в цвета с преобладанием красных оттенков, плодущая часть интеркалярная или частично латеральная, но не сплошная 35
- Стромы окрашены в цвета с преобладанием оранжевых оттенков, плодущая часть верхушечная, сплошная 36
- 35. Строма одиночная или раздвоенная у основания, прямая, коралловая, киноварно-красная, красно-оранжевая, 10—12 мм выс., с опушенной ножкой, на личинках и куколках чешуекрылых *C. pruinosa* (с. 212)
- Строма выходит из переднего конца куколки, неправильно изогнутая, скрюченная, красно-оранжевая, со стерильным кончиком, на личинках и куколках чешуекрылых *C. manshurica* (с. 182)
- 36. Плодущая часть стромы верхушечная, цилиндрическая или булавовидная, выполненная, с закругленной верхушкой, без опушения, занимает большую часть стромы, на куколках и личинках чешуекрылых 37
- Плодущая часть стромы расположена только в $\frac{1}{3}$ верхушки, немного сплюснута, с заостренной вершиной, характерно опущена, стромы желто-оранжевые, оранжевые или киноварно-красные, темнеющие до красных или коричневых, на ли-

- инках жесткокрылых *C. martiales* (с. 185)
37. Стромы мясистые, при высыхании довольно плотные, кожистые 38
- Стромы быстро высыхающие и очень ломкие, бледно-оранжевые, охристо-коричнево-оранжевые, желтеющие, до желтовато-кремовых с оранжевым оттенком *C. takaomontana* (с. 223)
38. Стромы очень ломкие, нежные, 4—9 мм, группами по 5—11, телесного, мясного или оранжевого цвета, с изогнутой ножкой *C. coccinea* (с. 155)
- Стромы обычно большие, выше 1 см, одиночные или по две-три, различных оттенков оранжевого цвета с примесью красного, наиболее распространенный вид *C. militaris* (с. 191)
39. Стромы обычно одиночные, реже 2—3,5—17 см выс., плодущая часть яркая, специфического красного оттенка, верхушечная, цилиндрическая или веретеновидная, ножка веревчатая, морщинистая, лакированная, иссиня-черная *C. nutans* (с. 228)
- Стромы группами по четыре — шесть, 20—22 мм выс., плодущая часть латеральная, серповидно-изогнутая, со стерильным кончиком, светло-кремовая, светлеющая *C. pentatomi* (с. 235)
40. Стромы на склероциях *Claviceps* *C. sclerotium* (с. 239)
- Стромы на плодовых телах *Elaphomyces* 41
41. Строма простая или у вершины вилообразно разветвленная, 3—8 см выс., рыжевато-желтая, чернеющая, плодущая часть шишкообразная или эллипсоидальная *C. capitata* (с. 236)
- Строма простая, 4—10 см выс., оливковая, чернеющая, плодущая часть булабовидная или эллипсоидальная, ножка у основания опушена *C. ophioglossoides* (с. 237)

1 секция *Racemella*

C. tuberculata (Lebert) Maire emend. Petch (рис. 31), Trans. Br. mycol. Soc., 1932, 16 : 217. Maire in Bull. Soc. d'Hist. Nat. de l'Afrique du Nord, 1917, 8 : 165; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 87, fig. p. 89; Dingley, Trans. Roy. Soc. New Zealand 1953, 81 : 3 : 338; Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 186, fig. 12.

Syn.: *Akrophyton tuberculatum* Lebert, Sieb. et Koll. Zeitschr. Wiss. Zool., 1858, 9: 448, pl. 17, fig. 13—18; *Torrubia sphingum* Tul., Sel. Fung. Carp., 1865, 3 : 12; *Cordyceps sphingum* (Tul.) Berk. et Curt. Jojrn. Linn. Soc., 1869, 10 : 375; Saccardo, Mich. 1879, 1 : 321 et Syll. Fung. 1883, 2 : 572; Cooke, Veg. Wasps, 1892: 127, fig. 27, 28; Ellis et Everh., North Amer. Pyrenom., 1892, 15 : 64; Massee, Ann. Bot., 1895, 9 : 34; Seaver North Amer. Fl., 1910, 3, pt 1 : 52; Mycologia, 1914, 3 : 216, pl. 54, fig. 11; Migula, Krypt. Fl., 1913, 3, Pilze, 3 Theil, 2 Abt. : 764; Teng, Sinensia, 1934, 6 : 294, fig. 75; Mains, Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc., 1939, 55 : 121; *Ophionectria cockerelli* Ellis

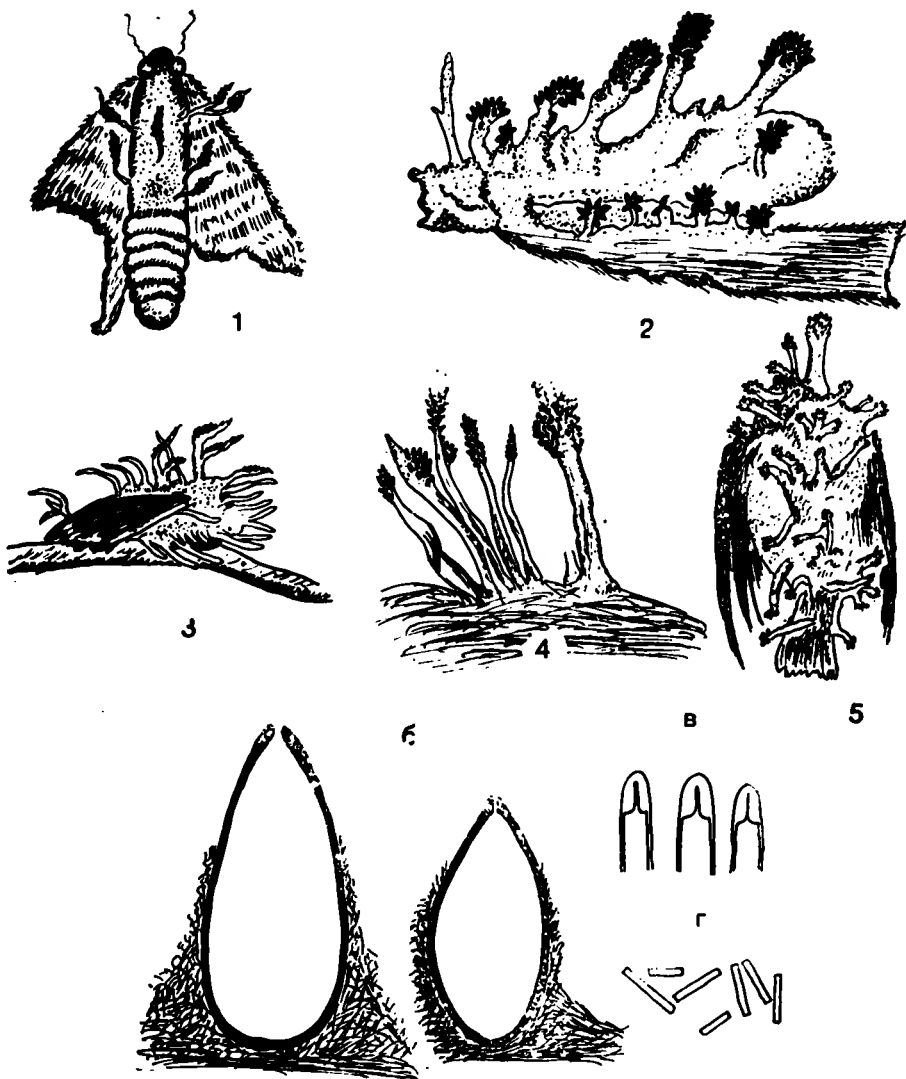


Рис. 31. *Cordyceps tuberculata*:

а — внешний вид пораженных насекомых и стром на них: 1 — orig. ($\times 1$), 2 — по Petch, 1924 ($\times 2$), 3 — по Mougeau, 1949, 4 — по Mains, 1958 ($\times 3$), 5 — по Kobayasi, 1941; б — продольный срез через перитеции ($\times 75$); в — головки асков ($\times 1120$); г — отдельные клетки аскоспор ($\times 1120$) (б—г — по Kobayasi, 1941).

et Everh. Cock., Journ. Inst. Jamaica, 1892, 1 : 131; *Cordyceps cockerellii* Ellis op. cit., 1892 : 180. Seaver North Amer. Fl. 1910, 3, pt. 1 : 52; Lloyd, Mycol. Writ., 1916, 5 : 591; *Cordyceps isarioides* Curt. ex Masee, Ann. Bot., 1895, 9 : 36; *Cordyceps moelleri* Henn., Naturw. Wochenschr., 1896, 1896, 27 : 318, fig. 5; Hedwigia, 1897, 36 : 221; Engler, Jarb., 1898, 25 : 507; Schum. et Laut. Fl. Deutsch. Schutzgebiete, 1901, 62, pl. 11, J, a—c; Nerthus, 1904 : 6, pl. 1, fig. 4; Saccardo, Syll. Fung., 1899, 14 : 660; Moller, Phyc. u. Asco, 1901 : 215, pl. VI, fig. 79, 80, 84, pl. XI, fig. 3b, c Hohnel Sitzb. k. Akad. Wiss. Wien, 1909, 118, Abt. 1 : 304; Lloyd, Myc. Writ., 1916, 5 : 592; Overu in Trop. Natuur, 1925, 14 : 174, fig. 3b; *Cordyceps cristata* Moeller, Phyc. u. Asco., 1901; 212, pl. 6, fig. 81. Hennig, Hedwigia, 1902, 41 : 10; Saccardo, Syll. Fung. 1902, 16 : 615; *Cordyceps rostrata* Henn., Hedwigia, 1902, 41 : 167. Nerthus 1904, 6, : 16, pl. 1, fig. 10; *Cordyceps tarapotensis* Henn., Hedwigia, 1904, 43 : 246; *Torrubiella ochracea* Pat., Bull. Soc. Myc. France, 1906, 22 : 58. Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1923, 9, 1 : 124, fig. 4, 5, pl. II, fig. 11; Saccardo Syll. Fung., 1913 : 22 : 502;

Мицелий белый, покрывает почти все тело бабочки и часто обволакивает его, по краям прикрепляя к любому субстрату. Стромы редко бывают одиночные, очевидно, только в момент образования, обычно их несколько или даже много — до 24. Образуются они на разных частях тела бабочки, очень переменны: цилиндрические, короткоцилиндрические, удлинено-цилиндрические, булавовидные, на верхушке притупленные или заостренные, 2—11 мм выс., 1,5—2,0 мм толщ., желтовато-белые или сероватые с желтым оттенком. Если стромы булавовидные, то ножка к основанию утончается, обычно же она отличается по цвету, более темная, почти коричневая. На поперечном срезе стромы отчетливо видна сердцевина, состоящая из уплотненного слоя продольных переплетающихся или параллельных коричневых гиф, и покрывающий ее верхний тонкий слой бесцветных или коричневых гиф, свободно переплетающихся между собой. Перитеции удлинено-яйцевидные или конические, 420—900 × 180—370 мкм, темно-коричневые, собраны группами или скученные, частично погружены в мягкий ватообразный слой, покрывающий верхнюю часть стромы. Аски 4—8-споровые, цилиндрические, 360—600 × 4—5 мкм, с головкой до 4 мкм выс., довольно вытянутой и почти булавовидной. Аскоспоры нитевидные, с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные клетки 2—6 × 0,5—1 мкм, реже — 7—11 × 2 мкм.

Анаморфа — *Akanthomyces aculeata*.

Akanthomyces aculeata Leb. (рис. 32), Zeitsch. Wissen. Zoologie, 1858, 9 : 447.

Syn.: *Isaria sphingum* Schwein., Syn. Fung. Carol. sup., 1822 : 126. Trans. Amer. Phil. Soc. ser. 2, 1834, 3 : 304; Fries, Syst. Myc. 1832, 3 : 275; Saccardo, Syll. Fung., 1886, 4 : 585; Cooke, Veg. Wasps, 1892 : 125, fig. 26; *Isaria sphingophila* Link, Willdenow, Sp. Pl. Linn., 1824, 6, pt. 2 : 114; *Isaria surinamensis* Vosseler, Jahresb. d. Vereins f. Vaterl. Naturk., Wurtemberg, 1902, 68 : 380, pl. 7, fig. 1, pl. 8, fig. 1—4; Saccardo, Syll. Fung., 1906, 18; 641; *Trichosterigma clavisporum* Petch,

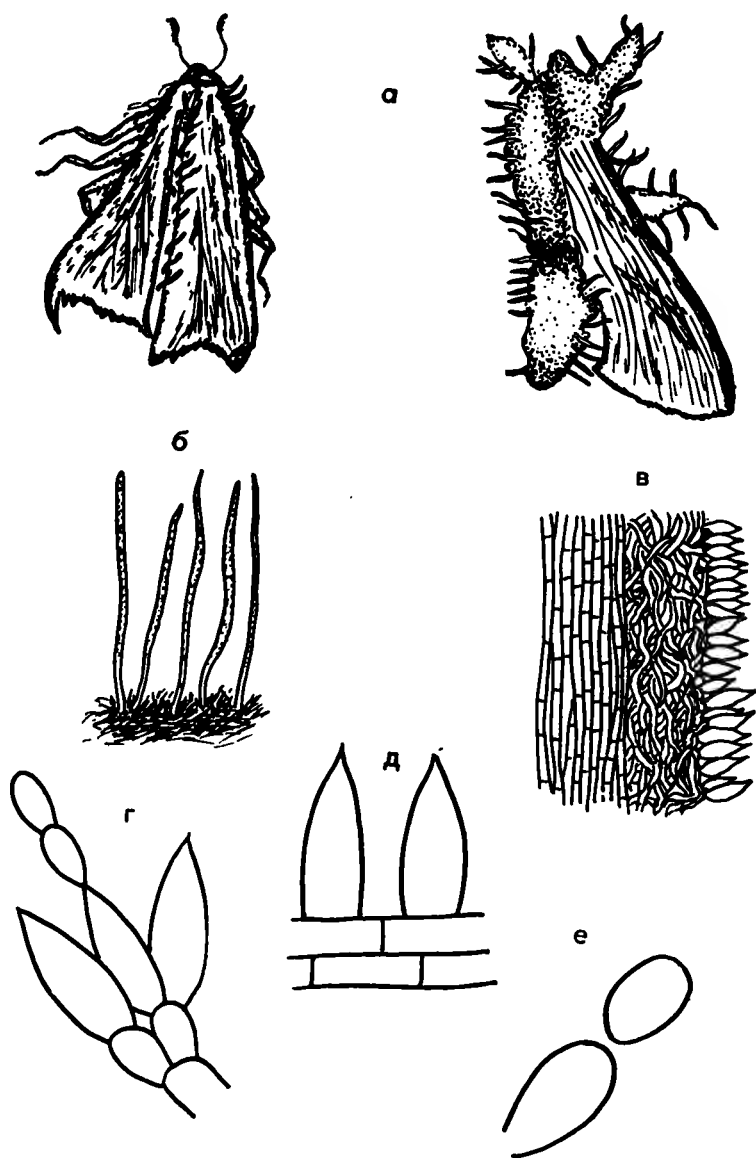


Рис. 32. *Akantoniomyces aculeata*:

а — внешний вид пораженных насекомых и стром на них (×1); б — отдельные стромы (×7); в — продольный срез через часть стромы (×800); г — фиалиды и образующиеся на них цепочки конидий (×2000); д — одиночные фиалиды, образующиеся на внешнем слое стромы (×2000); е — конидии (×3000) (г—е — по Mains, 1950).

Trans. Br. mycol. Soc., 1923, 8 : 215; *Hirsutella clavispora* Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1924, 10 : 43; *Hymenostilbe sphingum* (Schw. ex Fr.) Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1932, 16 : 217; *Acanthomyces sphingum* (Schw. ex Fr.) Petch., Trans. Br. mycol. Soc., 1944, 27 : 82.

Мицелий желтый, яркий, покрывает тело бабочки, иногда почти полностью обволакивая его и прикрепляя к субстрату. Коремии желтые, прямые или слегка изогнутые, цилиндрические, разной формы, но к вершине обычно утончающиеся, переменны по размеру, 1—8 мм выс., 0,1—0,5 мм толщ., образуются на мицелии по всему телу бабочки. На поперечном сечении округлые, состоят из продольных слоев переплетающихся гиф разной толщины, 2—7 мкм. Фналиды образуют плотный слой, покрывающий коремию, возникают или на ответвлениях гиф, подобных конидиеносцам, или же прямо латерально на клетках гифы, почти цилиндрические или удлиненно-эллиптические, 6—16 × 2,5—4 мкм, утончающиеся к вершине и продолжающиеся в тонкую стеригму до 4 мкм дл., гладкие. Конидии широкоэллиптические или почти овальные, заостренные у основания, 3—6 × 2—3 мкм, гладкие, бесцветные, в цепочках.

На бабочках разных видов чешуекрылых (Lepidoptera).

Распространение в СССР: Прибалтика, БССР, УССР, РСФСР (Центральные черноземные области, Краснодарский, Приморский, Хабаровский края, Камчатка).

Общее распространение: Европа, Северная и Южная Америка, Новая Зеландия, Восточная и Западная Индия, Япония, Китай, Корейский п-ов, Филиппинские о-ва.

Примечание. Вид является одним из самых распространенных во всем мире, пожалуй, почти так же, как и *S. militaris*. Поэтому он описывался в разное время различными авторами, что значительно запутало его синонимику. Но поскольку вид хорошо отличается и выделяется среди всех видов Кордицепсов, то свести его синонимику не представляет большого труда.

Все же описания этого вида, накопившиеся в литературе, дают представления о нем как о полиморфном, что можно объяснить его лабильностью и большой адаптационной способностью к различным условиям обитания. Эти изменения И. Кобаяши (Kobayasi, 1941) пытался сгруппировать и на их основании выделил варианты и формы: var. *tyrica* — стромы тонкие, шиловидные, иногда волосовидные, жестковатые;

forma 1. *genuina* — перитеции погружены в сплетения мицелия или поверхностные на зачаточной строме;

forma 2. *moelleri* — перитеции образуются на средине стромы, очень густо расположенные;

var. *terminalis* — стромы цилиндрические или булавовидные, обычно 3—7 мм дл., жилистые, плодущая часть верхушечная;

forma *genuina* — перитеции скученные на верхушке, 460—560 мкм дл.;

var. *torrubiella* — стромы отсутствуют или же слегка бугорчатые, перитеции рассеянные или скученные;

forma 1. *cockerellii* — перитеции скученные, на зачаточных стромках;

forma 2. *cristata* — перитеции рассеяны по всему мицелию.

Такое выделение вариантов и их форм нельзя считать обоснованным, так как оно базируется на слишком изменчивых признаках — форме стром и расположении перитециев. На самом деле на одном и том же пораженном насекомом можно одновременно наблюдать все разнообразие форм и конспистенций стром, что зависит от возраста их образования. Это же касается и перитециев. Несомненно, что большую роль в формировании играют влажность и освещенность.

Особенно трудно разобраться в анаморфах этого вида, поскольку ни один из исследователей не доказал достоверной связи их с телеоморфой.

Один из бывших синонимов *Akanthomyces aculeata* Leb. — *Isaria pistillariaeformis* Pat. Гриб был перенесен в род *Insecticola* на основании строения фиа-лид и конидий, располагающихся в цепочках (Mains, 1950). Однако Р. Самсон и Г. Ивнс не согласны с этим и считают виды *Akanthomyces aculeata* и *A. pistillariaeformis* самостоятельными (Samson, Evans 1974). Они описывают новую комбинацию *Akanthomyces pistillariaeformis* (Pat.) Samson et Evans, считая синонимами ее *Isaria pistillariaeformis* и *Insecticola pistillariaeformis*. При этом авторы отмечают, что *A. pistillariaeformis* часто встречается совместно с *C. tuberculata*, но никаких предположений не высказывают. Т. Петч (Petch, 1932) предполагал, что аноморфа этого вида — *Hirsutella clavispora* Petch (Petch, 1923, 1924), а не перечисленные виды, например *Isaria pistillariaeformis*.

У нас в стране телеоморфа *C. tuberculata* обнаружена во всех исследованных районах, а аноморфа в заповеднике «Беловежская пуща» (БССР) и Приморском крае (Хасанский р-н).

2 секция *Superficiata*

C. corallomyces Möller (рис. 33), Phyc. u. Asco, 1901 : 217, pl. 6, fig. 85, 86. Saccardo, Syll. Fung., 1902, 16 : 614; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 163, fig. p. 164, 165; Moureau, Lejeunia, 1961, 15 : 36; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 114, рис. 99.

Мицелий на поверхности почти незаметен, выступает лишь небольшими участками бледно-охристого цвета в местах выхода стром, внутри насекомого пронизывает и заполняет всю полость, состоит из бесцветных тонкостенных гиф 1,5—3 мкм толщ., с многочисленными перегородками. Строма выходит на поверхность между сегментами куколки, одиночная, 4—4,5 мм выс., цилиндрическая, простая, к верхушке утончающаяся, слегка заостренная на самом конце, у основания 0,5—0,6 мм толщ., коричнево-ржавого цвета разных оттенков, п. и высушении буреющая, равномерно опушенная. Плодущая часть располагается на верхушке или по середине стромы, латеральная, 0,7—1,5 мм дл., 0,5—1,2 мм шир., в молодом возрасте буро-оранжевая, при высушении и созревании — ржавого цвета. ножка почти не отличается по толщине и цвету от всей стромы. Центральная осевая часть стромы состоит из продольных уплотненных бесцветных или слегка желтоватых почти неразветвленных тонкостенных, слабосептированных гиф 1,4—2 мкм толщ., следующий парietальный слой достигает 30—35 мкм толщ. и составлен гифами 3,5—5 мкм толщ., с многочисленными перегородками, по цвету имитирующими самый верхний слой, который образован бурыми гифами 3—7—70 мкм толщ., простыми, скученными, на верхушке притупленными, с расстоянием между клетками 24—32 мкм. Перидий состоит из псевдопаренхиматических тонкостенных, желтоватых клеток, 10—18 × 9—72 мкм, неправильной формы или цепочковидных, рыхло скученных, ниже располагаются клетки 10—15 × 9—11 мкм, которыми оканчиваются гифы 3—5—9 мкм толщ. Перитеции почти поверхностные, погружены более или менее, в зависимости от стадии зрелости в псевдопаренхиму, немногочисленные — их обычно 30—35, прямые, скученные, яйцевидные или шаровидные, 435—500 × 286—346 мкм с шейкой до 100—130 мкм дл., ржавого цвета, со стенками 14—18 мкм толщ., устье

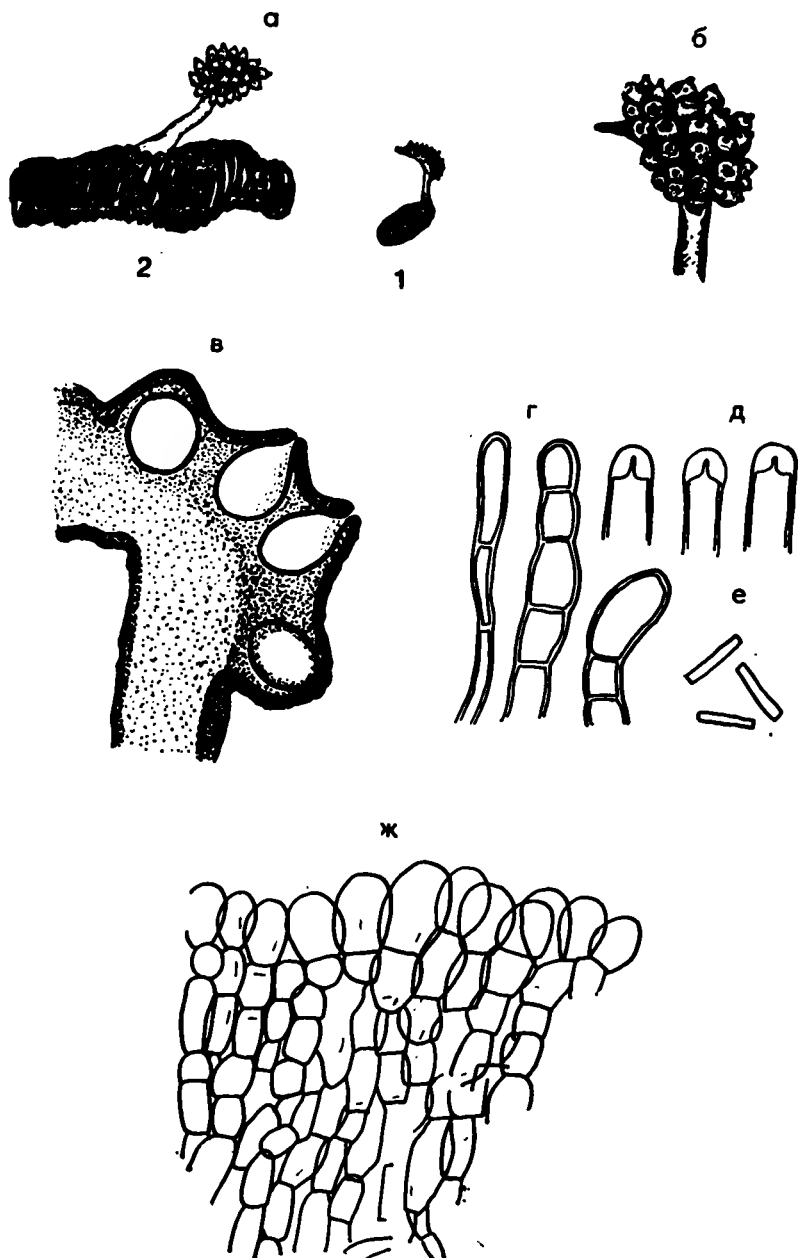


Рис. 33. *Cordyceps corallomyces* (по Kobayasi, 1941, кроме а, 1):
а — внешний вид стром: 1 — $\times 1$, 2 — $\times 8$; б — плодущая часть стромы ($\times 15$);
в — продольный срез через плодущую часть стромы ($\times 30$); г — гифы опушения
ножки, ($\times 1100$); д — головки асков ($\times 1100$); е — отдельные клетки аскоспор
($\times 1100$); ж — медиальный срез через плодущую часть стромы ($\times 720$).

сначала почти незаметное, при выходе аскоспор разрыхляется. Аски цилиндрические, $240-275 \times 7-13,5$ мкм, к основанию утончающиеся, на вершине расширяются в полусферовидную головку $5-5,6 \times 2,8-3,5$ мкм. Аскоспоры почти такой же длины, как аски, нитевидные, $1,2-1,5$ мкм толщ., бесцветные, с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные клетки $5,6-8,5$ мкм дл., с обеих сторон усеченные.

На личинках и куколках двукрылых (Diptera).

Встречается с июня по сентябрь, в долинных лесах.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Южная Америка (Бразилия), Япония, Конго.

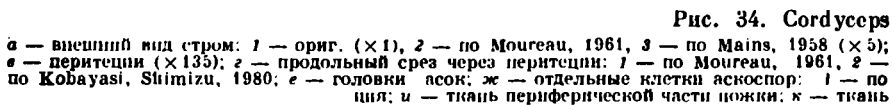
Примечание. Вид довольно распространен на юге Приморского края. Варьирующая окраска, а также довольно специфическое строение переплетений дают возможность предположить его близость к *C. variabilis*.

C. crinalis Ellis ex Lloyd (рис. 34), *Myc. Writ.*, 1920, 6 : 912, pl. 67, fig. 1619. *Mains, Mycologia*, 1940, 23, 3 : 312, fig. 1 c, d; *Mycologia*, 1958, 50, 2 : 184, fig. 10; Kobayasi, *Journ. Jap. Bot.*, 1949, 24, 1-12, 179, fig. 3; Kobayasi, Shimizu, *Bull. Natn. Sci. Mus.*, 1980, 6, 3 : 79, fig. 3; Moureau, *Lejeunia*, 1964, 15 : 9, pl. 1, fig. 2 a, b, c; Коваль, *Опред. энтомоф. грибов СССР*, 1974 : 105, рис. 80.

Мицелий на пораженных куколках заметен только в нескольких местах, беловато-буроватый, войлочный, плотный, состоит из тесно переплетающихся гиф $3-5$ мкм толщ. Стромы многочисленные, три — десять, цилиндрические, прямые, или слегка изогнутые, простые, $30-50$ мм выс., $0,2-0,8$ мм толщ., светло-сери-коричневые, разделяющиеся на плодущую часть и ножку, покрыты низкими волосками, которые образуют выступающие на поверхность гифальные клетки, $7-50$ мкм дл. (обычно $10-20$) и $6-7$ мкм толщ., иногда с перегородками, с утолщенной оболочкой, коричневой окраски. Плодущая часть цилиндрическая, $20-30$ мм выс., не отличается от ножки толщиной и строением строматической ткани, состоящей из внутреннего слоя переплетенных бесцветных гиф и внешнего — параллельных коричневых гиф, клетки которых $9-16$ мкм дл., к вершине слегка суженная, с тупым концом. Перитеции поверхностные, свободные, скученные или расположены тесными группами, яйцевидные или грушевидные, $230-360 \times 175-245$ мкм, с коротким устьицем, светло-коричнево-красные, гладкие, со стенками $30-40$ мкм толщ., перидий однослойный, состоит из охристых или коричневых шаровидных толстостенных клеток, $30-40$ мкм толщ., внутренняя ткань перитеция состоит из бесцветных клеток. Аски почти веретеновидные, $150-210 \times 5-9$ мкм, с полусферовидной головкой $4,5$ мкм выс. Аскоспоры нитевидные, почти такой же длины, как и аски, $1,5$ мкм толщ., распадаются на отдельные клетки $5-6,5$ мкм дл. после освобождения из асков.

На куколках чешуекрылых (Lepidoptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).



Примечание. Вид может быть примером того, как не стоит спешить с окончательными выводами при недостаточном количестве материала. В течение 40 лет *C. crinalis* из редких, сомнительных и недостаточно изученных превратился в «хорошо изученный, четкий и распространенный».

Таблица 2. Размеры основных структур *C. crinalis* по данным разных исследователей

Структуры	По Kobayasi, 1949	По Kobayasi, 1980	По Mains, 1958	По Moureau, 1961
Стромы, мм	30—40 × 0,3— 2,0	50—80 × 0,3— 1,0	50 × 0,2—0,3	60—80(200) × × 0,5—1
Перитеции, мкм	230—320 × × 180—245	300—530 × × 225—250	300—360 × × 175—240	350—550 × × 250—400
Аски, мкм	185—210 × 5—6	150—200 × 5—6	150—185 × 6—9	200—250 × 8—10
Головки асков, мкм	4,5	3,5	3—4	—
Отдельные клетки аско- спор, мкм	5—6,5 × 1,5	4—5 × 1	—	10—18 × 1—1,5

позволяет установить критерии отличия от близких видов и окончательно признать как четкий самостоятельный вид.

Однако все исследователи, обнаруживавшие этот гриб, приводят различные размеры репродуктивных структур, которые в некоторых случаях значительно отличаются (табл. 2).

C. deflectens Penz. et Sacc. (рис. 35), Malpigia, 1897, 11 : 522. Saccardo, Syll. Fung., 1899, 16 : 658; Penzig et Saccardo, Icon. Fung. Jav., 1904 : 57, pl. 39, fig. 1; Overeem, De Trop. Natuur, 1925, 14 : 174, fig. 26; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 173; Moureau, Lejeunia, 1961, 15 : 12, fig. 3, pl. 1, 4; 1980, 6, 4 : 128, fig. 5, 6, 7; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 106, рис. 84.

Syn.: *Cordyceps translucens* Petch., Trans. Br. mycol. Soc., 1924, 10, 1—2: 28.

Мицелий на поверхности куколок незаметен, только у основания стром образует небольшой слегка пушистый белый налет. Внутри полость куколки пронизана уплотненными гифами, почти полностью заполняющими ее и, очевидно, со временем образующими склероции. Гифы густосептированные, бесцветные, 3—6 мкм шир., разветвленные. В темноте такая почти мумифицированная и лишенная верхнего покрова куколка фосфоресцирует, как ризоморфы опенка. Строма одиночная, нежная, нитевидная, прямая или слегка изогнутая, простая или с небольшим ответвлением у основания, 20—25 мм выс., 1 мм шир., снежно-белая или белая с голубоватым оттенком, выходит из переднего края или по середине куколки через небольшую щель, хорошо дифференцирована на плодущую часть и ножку. Плодущая часть 4—5 мм дл., булавовидная, густо усеяна перитециями или они располагаются концентрированными группами на верхней ее части, гифы плодущей части бесцветные, 3—4 мкм шир., располагаются компактно, продольными рядами, но ткань, образуемая ими, довольно мягкая и рыхлая по сравнению с ножкой. Ножка 0,5 мм шир., плотная, одноцветная, внизу слегка опушенная, по цвету не отличается от плодущей части, иногда сереющая у основания. Перитеции почти поверхностные, лишь при формиро-

вании погружены в ткань, а при созревании выступающие на поверхность и легко отламывающиеся, часто отваливаются группами, оголяя большие участки стромы, почти шаровидные, 350—370 мкм в диам. или грушевидные, 260—370 мкм выс. и 230—300 мкм в диам., также белые, отсвечивающие, переливающиеся, если созревшие, но после освобождения сумок становятся буроватыми. Аски цилиндрические, бесцветные, 8-споровые, 80—100 × 4—6 мкм, с шаровидной головкой 6—10 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, почти такой же длины, как аски, 1,5—2 мкм шир., бесцветные, с многочисленными перегородками, при созревании распадаются на отдельные клетки 5—8 мкм дл.

На куколках чешуекрылых (Lepidoptera).

Распространение в СССР: БССР (заповедник «Беловежская пуща»), РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Япония, о-в Ява, Африка (Конго).

П р и м е ч а н и е. Этот вид до 1956 г. был известен только из района, откуда был описан. Мы обнаружили его сначала в Приморском крае, но ошибочно не отличали от *C. albo-citrinus*, который выделен в отдельный вид (Васильева, Коваль, 1961; Коваль, 1974). В 1962 г. опубликованы сведения о его местонахождении в Бельгийском Конго (Mougeau, 1962), а еще пять лет спустя он был найден нами в Европейской части — Беловежской пуще. В 1980 г. гриб обнаружен в Японии (Kobayasi, 1980).

Остается неясной приуроченность этого вида к насекомым: автор вида, мы и Кобаяши (1980) обнаружили его на чешуекрылых, Ж. Моро на жесткокрылых и прямокрылых. Возможно, здесь какие-то неточности в понимании вида. Ж. Моро приводит полный анализ диагноза, данного авторами, несколько дополняя своими наблюдениями, что дает ему основание считать *C. translucens* Petch (Petch, 1924) синонимом *C. deflectens*. Между тем *C. translucens* обнаружен именно на жесткокрылых. И. Кобаяши признает *C. translucens* самостоятельным видом (Kobayasi, 1941).

Авторы вида считали самым близким видом к *C. deflectens* — *C. hawkesii* (Gray) Cooke (Saccardo, 14, 658).

***C. hokkaidoensis* Y. Kobayasi** (рис. 36), Rep. Soc. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 91, fig. p. 89. Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР. 1974 : 104.

Мицелий почти незаметный, бесцветный, но в местах возникновения стром плотный, кремовый. Гифы 1,5—2 мкм, сильно ветвящиеся. Стромы многочисленные, но не очень скученные, не срастающиеся, до 2—5 мм выс., 1 мм толщ. Плодущая часть верхушечная, 1—1,5 мм выс., иногда изогнутая, сначала желто-рыжевато-красноватая, позже рыжевато-красноватая. Ножка цилиндрическая, гладкая, иногда слегка изогнутая, при высыхании становится веревчатой, сначала беловатая, потом желтеет и рыжеет. Перитеции поверхностные, легко отламываются от стромы, яйцевидные, 260—350 × 185—220 мкм, рыжеватые, позже рыжевато-красноватые с более темной верхушкой. Аски цилиндрические, 220—240 × 3—5 мкм, с шаровидной головкой, слегка приплюснутой, 2,8—3 × 2—2,5 мкм. Отдельные клетки аскоспор цилиндрические, 3,5—4 × 0,5—0,7 мкм, в массе желтые.

Анаморфа — *Sporotrichum hokkaidoense*.

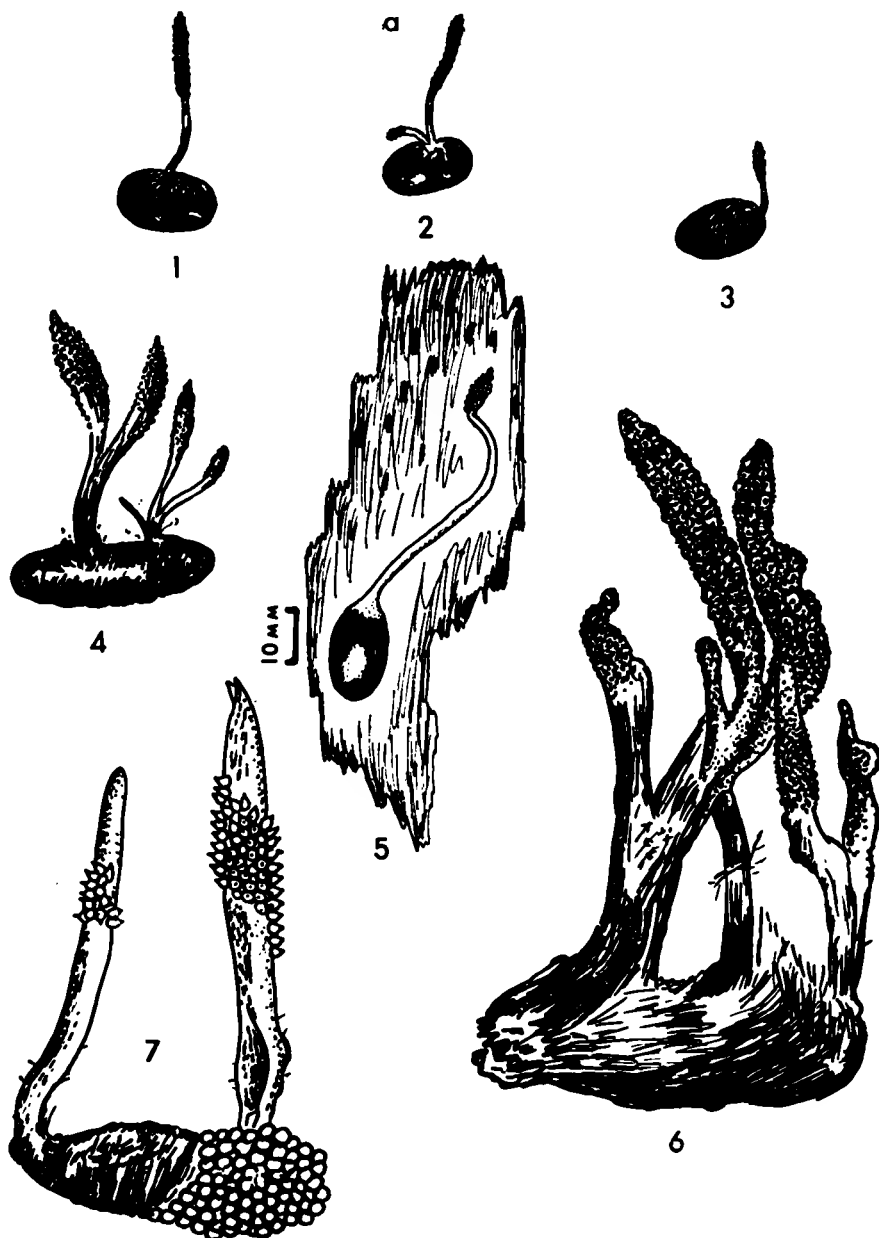
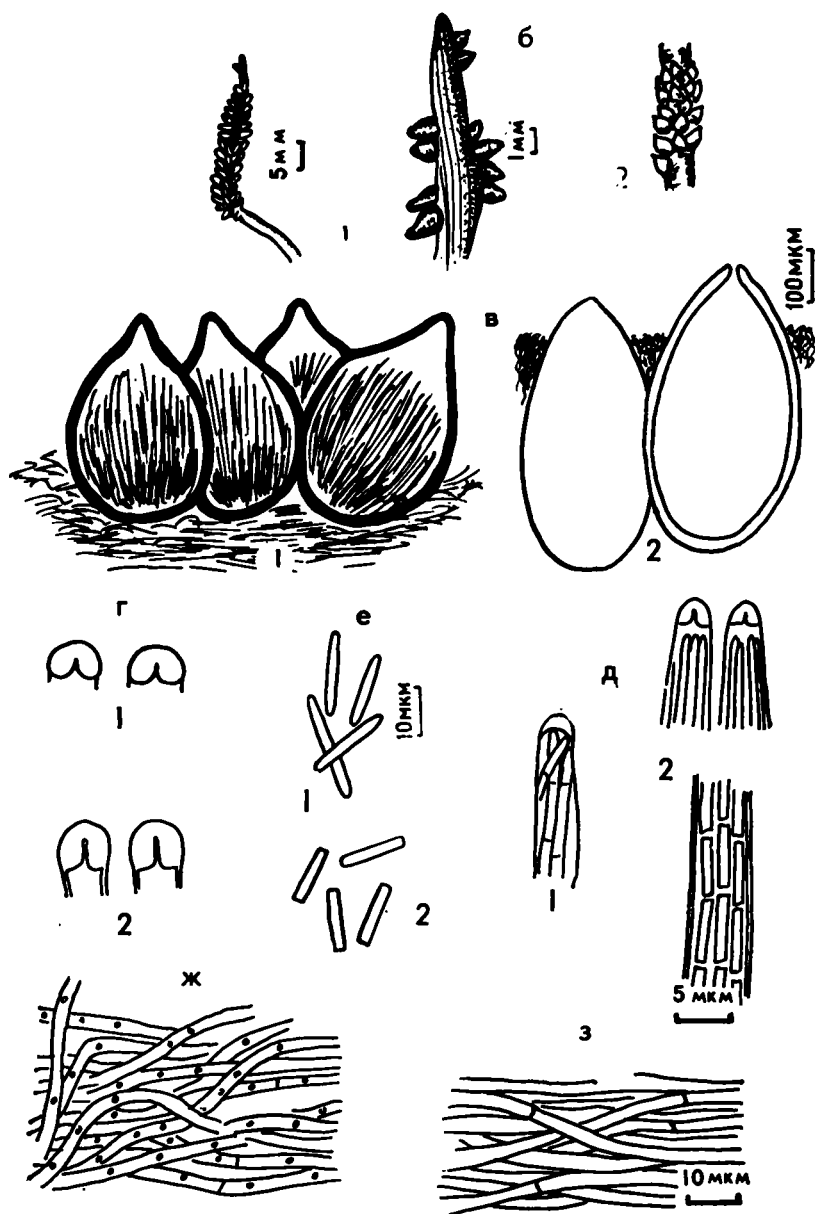


Рис. 35. *Cordyceps*

a — общий вид стром: 1—4 — ориг. (×1), 5 — по Mougéau, 1961 (×1), 6, 7 — по Kobayasi. продольный срез через перитеции: 1 — ориг., 2 — по Mougéau, 1961; 8 — головки асон: 1 — ориг., 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1980; 9 — отдельные клетки аскоспор: 1 — по Mougéau, 1961, 2 — по Kobayasi.



deflectens:

Shimizu, 1980 ($\times 2$); 6 — фрагмент пидущей части: 1 — по Mougeau, 1961, 2 — ориг.; е — ориг., 2 — по Mougeau, 1961; д — фрагменты асок с аскоспорами: 1 — по Mougeau, 1961, 2 — ориг.; ж — перидиальный слой ткани ножки; з — ткань внутреннего слоя ножки (ж. Shimizu, 1980).

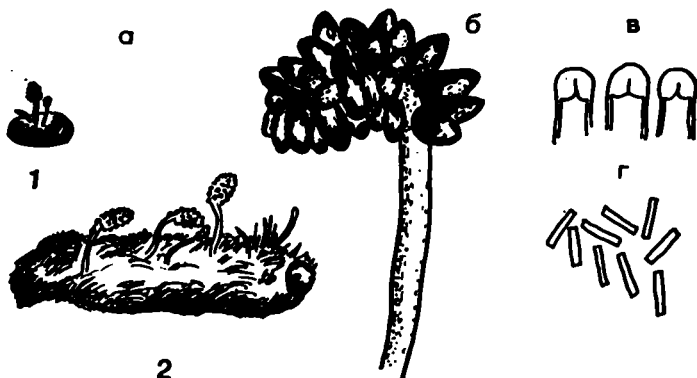


Рис. 36. *Cordyceps hokkaidoensis*:

а — внешний вид стром: 1 — орг. ($\times 1$), 2 — по Kobayasi, 1941; б — плодущая часть стромы, по Kobayasi, 1941 ($\times 30$); в — головки асов ($\times 1400$); г — отдельные клетки аспоро ($\times 1400$).

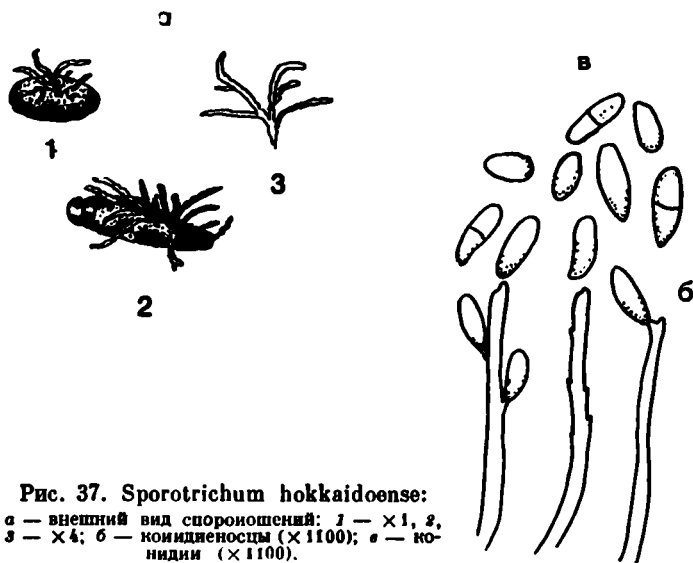


Рис. 37. *Sporotrichum hokkaidoense*:

а — внешний вид спороношения: 1 — $\times 1$, 2, 3 — $\times 4$; б — конидиеносцы ($\times 1100$); в — конидии ($\times 1100$).

Sporotrichum hokkaidoense Y. Kobayasi (рис. 37), Rep. Sc. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 253, fig. p. 254.

Мицеллий белый, обильный, обволакивает почти все насекомое плотным налетом, который при старении рыжеет. Гифы бесцветные, 2,8—3,5 мкм. Корени нитевидные, прямые, простые, одиночные или многочисленные, 1,2—2 мкм шир. у вершины. Конидиеносцы цилиндрические или булабовидные, 2,5 мкм шир., до 10 мкм выс., бесцветные. Конидии яйцевидные, эллиптические или цилиндрические, с обоими закругленными концами, 6,3—9 $\times$ 2,8—3,5 мкм, бесцветные, иногда при созревании с одной неясной перегородкой.

На коконах и куколках чешуекрылых (Lepidoptera).

**Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).
Общее распространение: Япония.**

П р и м е ч а н и е. Этот вид в Японии больше не обнаруживался, а в Приморском крае встречался несколько раз.

C. larvarum (Westwood) Olliff. (рис. 38), *Agricult. Gazett. New South Wales*, 1895, 6 : 440. Kobayasi, *Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig.*, 1941 : 99, fig. p. 100; Dingley, *Trans. Royal Soc. New Zealand*, 1953, 81, 3 : 329; Коваль, *Опред. энтомоф. грибов СССР*, 1974: 105, рис. 82.

Syn.: *Sphaeria larvarum* Westwood, *Proc. Ent. Soc. Lond.*, 1836, 2 : 6. *Trans. Ent. Soc. Lond.* 1841, 3 : 5; Robin, *Veget. Par.*, 1836, p. 648, 655, pl. 13; fig. 4—9; *Sphaeria robertsii* Hooker, *Icon. Plant.*, 1837, 1, pl. XI; *Journ. Bot.*, 1841, 3, 77, pl. 1A; *Fl. New Zealand*, 1855, 2 : 302; Colenso, *Lond. Journ. Bot.*, 1842, 1 : 304; Taylor, *Tasm. Journ.*, 1842; 307; Berkley, *Lond. Journ. Bot.*, 1843, 2 : 209; Thompson, *Medical Times*, 1843: 65; 1844 : 200; *Sphaeria hugelii* Corda, *Icon. Fung.*, 1840; 4 : 44, pl. 9, fig. 129; *Cordyceps hugelli* Corda, *Anleit. Stud. Mycol.*, 1842 : 207, pl. F, fig. 22; Saccardo, *Syll. Fung.*, 1883: 2 : 573; Masee, *Ann. Bot.*, 1895, 9 : 30; Hennings, *Nerthus*, 1904, 4 : 3, fig. 19; *Sphaeria forbesii* Berk., *Lond. Journ. Bot.*, 1848, 7 : 578; *Cordyceps robertsii* (Hook.) Gray, *Notices Ins. Fungi*, 1858 : 6, pl. II, fig. 3, 4; Scott, *Austr. Lepid.*, 1864 : 13, fig. 4; Cooke, *Veg. Wasps*, 1892 : 131, fig. 29; Cunningham, *Trans. Proc. New Zealand Inst.*, 1921, 53 : 378, p. 59, fig. 1 et 2, text — fig. 5 et 6; Sydow, H., *Ann. Myc.*, 1932, 30 : 84; *Torrubia robertsii* (Hook) Tul., *Sel. Fung., Carp.*, 1865, 3 : 6; *Cordyceps selkirkii* Olliff, *Agr. Gaz. New South Wales*, 1895, 6 : 411, pl. 4, fig. B. Lloyd, *Myc. Writ.*, 1920, 6 : 912; *Cordyceps coxii* Olliff., l. c., 1895 : 412, pl. 4, fig. C, D. Lloyd, *Myc. Writ.*, 1920, 6 : 912; *Cordyceps forbesii* (Berk.), Lloyd, *Myc. Writ.*, 4, *Syn. Cordyceps*, *Australasia*, 1915 : 11.

Налет на поверхности пораженного насекомого почти незаметный, только у основания стромы более плотный, белый или почти кремовый, войлочный. Внутри пораженного насекомого мицелий обильный, постепенно заполняет всю полость и образует белый плотный склероций. Гифы тонкостенные, с многочисленными перегородками, 2,8—6,5 мкм толщ. Стромы одиночные, реже по две, длинные, 10—38 см, обычно 16 см выс., нежные, слегка изогнутые, простые, реже у вершины разветвляющиеся, цилиндрические, коричневые, коричнево-серые, иногда при быстром высыхании буреют, выходят из передней части тела гусеницы. Плодущая часть верхушечная, цилиндрическая, без стерильного кончика, на вершине тупая, 45—100 мм выс. и 3—3,5 мм шир., шероховатая от выступающих при созревании перитециев, коричневая, при отмирании буреет или чернеет. Ножка неправильно изогнутая, опушенная волосками, выполненная, 2—2,5 мм толщ, при высыхании сморщенная, голая, серовато-бурая. На поперечном сечении заметны два слоя. Центральный слой сначала плотный, белый, состоит из продольных протых гиф, с редкими перегородками, 1,8—4 мкм толщ. Перидий

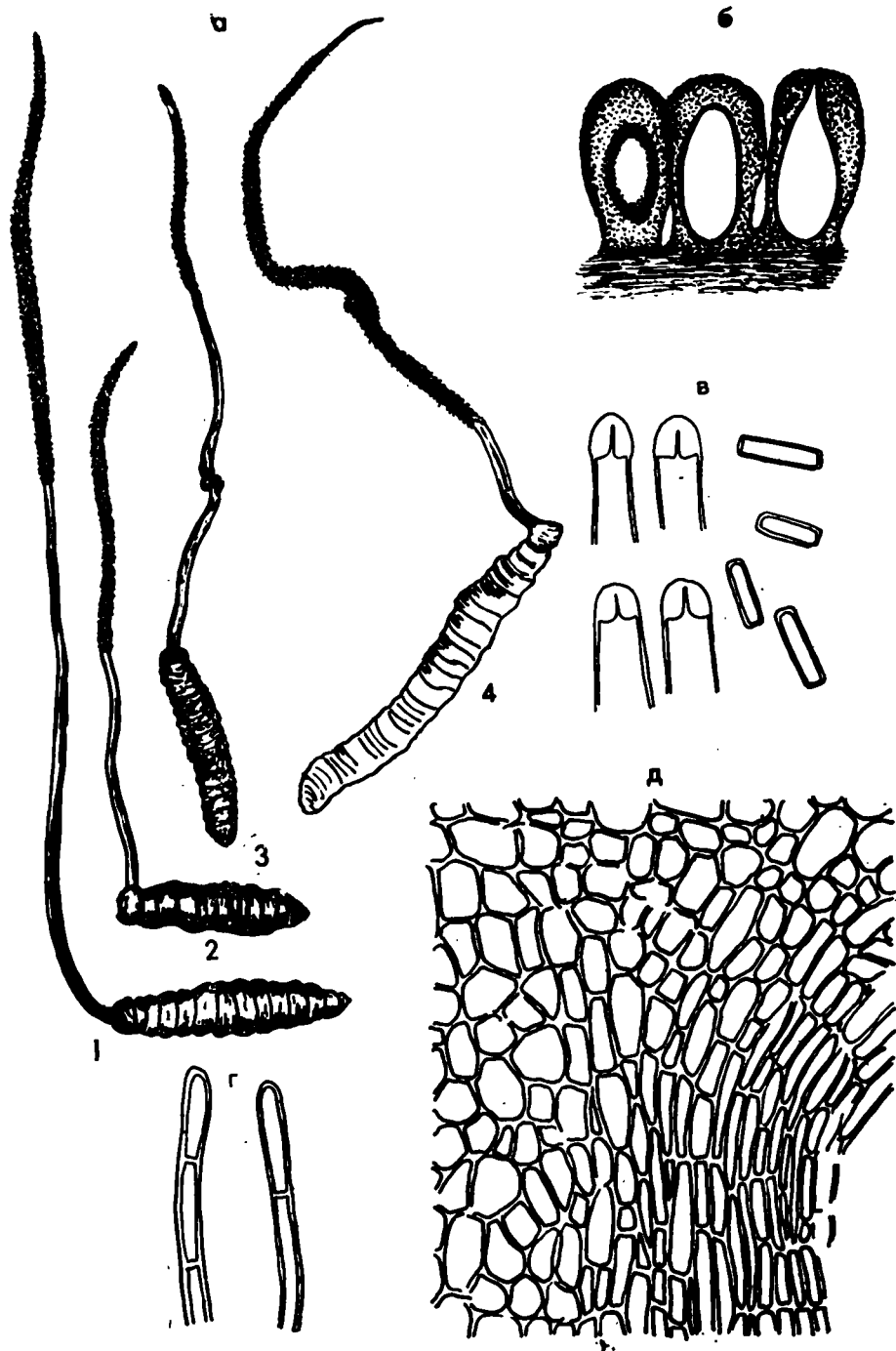


Рис. 38. *Cordyceps larvarum*:

а — внешний вид стром ($\times 1$): 1, 2 — ориг., 3 — образец из Австралии, по Kobayasi, 1941, 4 — образец из Новой Зеландии, по Kobayasi, 1941; б — срез через перитеции ($\times 37$); в — головки асков и отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$); г — гифы опушения ножки ($\times 720$); д — перитециальный перидий на продольном сечении ($\times 720$) (б—д — по Kobayasi, 1941).

ножки довольно толстый, 35—45 мкм толщ., бурый, состоит из продольно сплетающихся толстостенных гиф, 3,5—4,2 мкм, от отдельных клеток которого отходят гифы до 400 мкм дл. и 3,5—4—5,5 мкм толщ., образующие «волоски». Между перитециями находятся рыхло сплетенные гифы, слабо разветвленные, буроватые, не толще 5 мкм. Перитеции почти поверхностные, прямые, скученные, овальные или усеченно-шаровидные, 600—700 $\times$ 330—370 мкм, с неясным выводным отверстием, без сосочка. Оболочка перитециев двухслойная, внутренний слой охристый, 16—25 мкм толщ., внешний — псевдопаренхиматозный, до 130 мкм толщ., возле вершины состоит из бурых клеток с более толстыми оболочками, 7—15 мкм толщ. Аски цилиндрические, 280—330 $\times$ 10—12,5 мкм, с полусферической головкой, 5—6 $\times$ 5 мкм. Аскоспоры нитевидные, 2,5—2,8 мкм толщ., распадаются на цилиндрические клетки, с обеих сторон усеченные, 6—10 мкм дл.

На гусеницах чешуекрылых (*Artemida* sp. и др., *Lepidoptera*), в долинных лесах, в октябре.

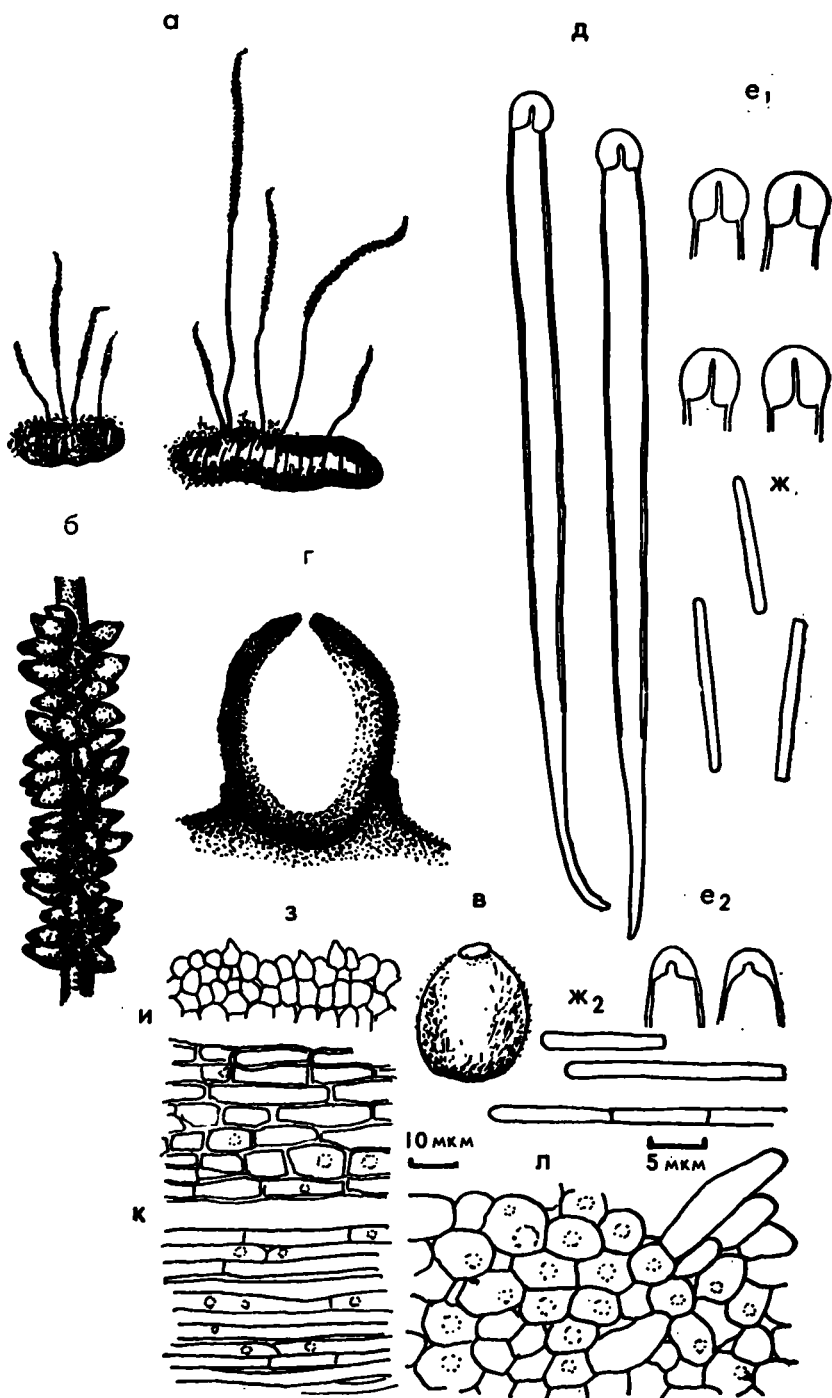
Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Новая Зеландия, о-в Тасмания, Австралия, Южная Америка.

Примечание. П. Кобаяши (Kobayasi, 1941) считает *C. hugelii* Corda (Anleit. Stud. Mycol., p. 207, 1842) синонимом *C. larvarum*. Однако это утверждение нельзя принимать без дополнительного детального изучения, так как у *C. hugelii* имеется хорошо выраженный стерильный кончик, несколько меньше перитецием и аски. Наличие стерильного кончика является довольно стабильным признаком и может быть основанием в комплексе с другими более мелкими признаками для выделения отдельного вида. Кроме того, этот вид имеет запутанную синонимику и номенклатуру. Как *Sphaeria larvarum* Westwood гриб был описан в 1836 г., а в род *Cordyceps* перенесен только в 1895 г. Между тем *Sphaeria hugelii* Corda описана в 1840 г. и перенесена в род *Cordyceps* в 1842 г., т. е. значительно раньше, чем *C. larvarum*. Если не признавать *C. hugelii* самостоятельным видом, то его следовало бы называть *C. hugelii* Corda, а не *C. larvarum* (Westwood) Olliff. Дж. Дингли (Dingley, 1953) считает также, что *C. larvarum* не самостоятельный вид, а синоним, и предлагает название этого вида — *C. robertsii* Hooker, что также безосновательно и не согласуется с правилами Международного кодекса (Джеффри, 1980).

После детального изучения имеющихся в гербариях образцов П. Кобаяши пришел к выводу, что *C. robertsii* (Hook) Gray var. *neglecta* Massee (Ann. Bot., IX, 30, 1895) является синонимом и установил новую комбинацию *C. larvarum* (Westwood) Olliff var. *neglecta* Y. Kobayasi (Kobayasi, 1941). Поскольку автор не приводит ее описания, а нами она не отмечена, то мы также не уделяем ей внимания.

C. superficialis (Peck) Sacc. (печ. 39), Syll. Fung., 1883, 2 : 574. Ellis et Everh., North Amer. Pyrenom., 1892 : 65, Massee, Ann. Bot., 1895, 9 : 35; Mains, Trans. Amer. Phil. Soc., 1935, 74 : 268, pl. 2, fig. A—D; Mycologia, 1937, 29, 6: 676; Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc., 1939, 55 : 122; Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1937, 21 : 38; Kobayasi, 1941, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 97; Journ.



Jap. Bot., 1980, 55, 3: 86, fig. 1; Kobayasi, Shimizu Bull. Natn. Sci. Mus., 1980, 6, 3: 79, fig. 3; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974: 105.

Syn.: *Torrubia superficialis* (Peck.) Sacc., Syll., Fung., 1883, 2: 574.

Мицелий на поверхности насекомого незаметен, выступает небольшими участками только у основания стром, белый, пушистый, гифы тонкостенные, густосептированные, 4—5 мкм толщ.

Стромы простые, чаще одиночные, нежные, прямые, иногда у основания изогнутые, светло-серые, серо-коричневые, темнеющие при старении, цилиндрические, 1—5 см выс., 0,3—2,0 мм толщ. Плодущая часть верхушечная, к вершине утончающаяся, с небольшим заостренным стерильным кончиком, густо усеянная перитециями, отличается от ножки только наличием перитециев. Кортекс коричневый, состоит из плотной псевдопаренхиматозной ткани, разделяющейся на несколько слоев. Верхний слой представляют фиалидоподобные клетки 8—10 мкм в диам., кончики которых создают шероховатость поверхности стромы между перитециями. Последующий слой образован параллельно расположенными, уплотненными гифами, почти бесцветными или светло-коричневыми, густосептированными, 3,5—5 мкм толщ. Внутренний слой бесцветный, состоит из перелетающих гиф, 4—5 мкм толщ. В клетках гиф обоих слоев хорошо заметны жировые капли. Перитеции более или менее скученные, часто расположены более уплотненными группами, почти поверхностные, но отламываются не сразу после созревания, широкояйцевидные или почти шаровидные, коричневые, шоколадно-коричневые или подобного оттенка, но более насыщенного, с опушением, верхушка их коническая, густо опушенная у отверстия, 320—560 × 250—420 мкм. Стенки перитециев до 90 мкм, состоят из двух слоев: верхний слой составляют довольно большие угловидные или почти шаровидные клетки до 20 мкм в диам., нижний слой — уплотненные тонкие, мелкие, бесцветные клетки, до 10 мкм толщ. Аски цилиндрические, 170—360 × 6—9 мкм, с головкой 2—4 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, густосептированные, распадаются на отдельные клетки 10—32 × 1,5—2 мкм.

На личинках и куколках жесткокрылых (Coleoptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край), БССР (заповедник «Беловежская пуца»).

Общее распространение: Япония, Северная Америка.

П р и м е ч а н и е. Вид очень характерный, что, очевидно, обусловило его стабильное понимание и отсутствие синонимов. Однако размеры перитециев, асок и отдельных клеток аскоспор значительно колеблются, по данным даже одного и того же исследователя (табл. 3).

Рис. 39. *Cordyceps superficialis*:

а — внешний вид стром (×1); б — фрагмент плодущей части (×10); в — перитеций, по Kobayasi, Shimizu, 1980 (×33); г — продольный срез через перитеций, по Mains, 1958 (×75); д — аски (×1100); е — головки асок: 1 — ориг. (×1400), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1980; ж — отдельные клетки аскоспор: 1 — ориг. (×1100), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1980; з — срез через перидий; и — внутренняя ткань плодущей части стромы; к — внутренняя ткань ножки; л — волосовидные клетки перитеция (з—л — по Kobayasi, 1980).

Таблица 3. Размеры структур *C. superficialis* по данным различных авторов, мкм

Структуры	По Kobayasi, 1980	По Kobayasi, Shimizu, 1980	По Mains, 1958
Перитеции	450 × 350	470—520 × 400—420	320—560 × 250—420
Аски	190	200—250 × 7	170—360 × 6—9
Отдельные клетки аско- спор	15—18 × 1—1,5	14—32 × 1,5—2	10—20 × 1,5—2

В Приморском крае встречается достаточно часто, размеры больше приближаются к данным Y. Kobayasi, 1980. Однако в общем диагнозе считаем необходимым привести скорректированные сведения всех исследователей.

C. thaxteri Mains (рис. 40), Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc., 1939, 55 : 120. Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 91; Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 184, fig. 11; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 104.

Мицелий сначала кремоватый, с возрастом коричневеет, пушистый, войлочный, полностью обволакивает маленьких паучков, образует по краям их небольшие тяжи, которыми они прикрепляются к листьям. Стромы маленькие, 1,5—2,5 мкм дл. и 0,15—0,18 мм толщ., обычно их три, сросшиеся у основания, где образуется не-

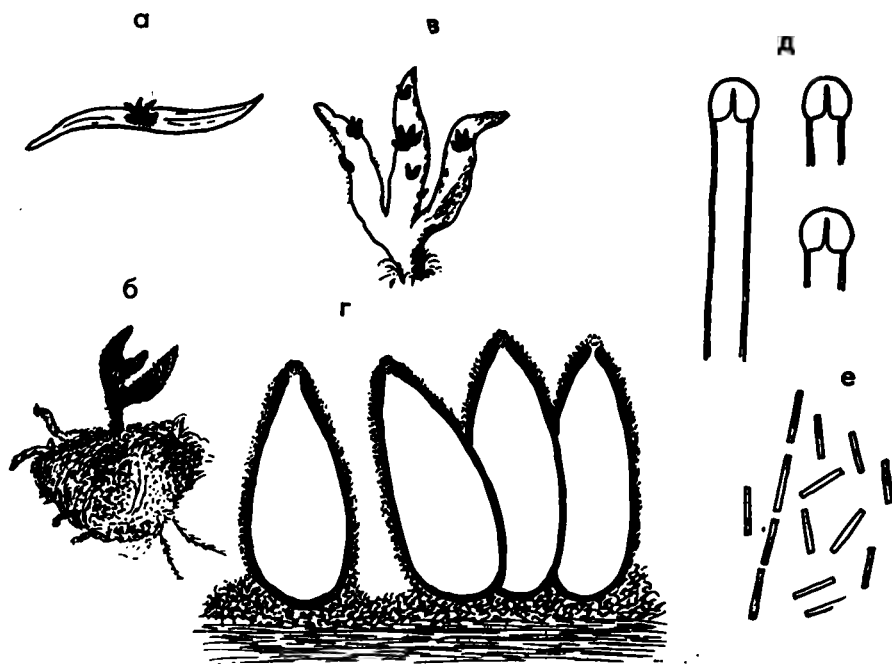


Рис. 40. *Cordyceps thaxteri*:

а — внешний вид стромы на паучке на листьях тиса (×1); б — строма на паучке, по Mains, 1958 (×10); в — плодущая часть стромы (×20); г — продольный срез через перитеции (×80); д — головки асков (×100); е — отдельные клетки аскоспор (×1100).

большая ножка, коричневые, разных оттенков, цилиндрические, к вершине утончающиеся до 0,18—0,3 мм толщ., пушистые, состоят из плотных продольных слегка переплетающихся гиф до 6 мкм толщ., в центре стромы бесцветные, по краям — светло-коричневые. Перитеции удлинённо-яйцевидные или почти конические, 960—1200 × 300—360 мкм, немногочисленные, обычно их на строме несколько групп, по одной — четыре, почти поверхностные, свободные, по всей поверхности опушенные, коричневые. Аски цилиндрические, 600—780 × 6—7 мкм, равномерно утончающиеся к основанию в небольшую ножку, на вершине расширяющиеся в почти шарообразную головку до 4—6 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, почти такой же длины, как аски, 1—1,5 мкм толщ., с многочисленными перегородками, при созревании распадаются на отдельные клетки 6—10 мкм дл.

Анаморфа — *Akanthomyces araneorum*.

Akanthomyces araneorum (Petch) Mains (рис. 41), *Mycologia*, 1950, 42 : 4 574. Mains, *Mycologia*, 1958, 50, 2 : 184, fig. 11; Samson et Evans, *Acta Bot. Neerl.*, 1974, 23, 1 : 34; Коваль, *Определ. знтомоф. грибов СССР*, 1974 : 137, рис. 117.

Syn.: *Hymenstilbe araneorum* Petch, *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1932, 16 : 221.

Мицелий желто-коричневый, пушистый, полностью обволакивает паучка и образует тяжи, прикрепляющие его к субстрату (обычно к листьям). Коремии коричневые, образуются на разных частях пораженного паука, обычно многочисленные, цилиндрические до булабовидных, прямые, 0,8—10 × 0,1—0,2 мм толщ., простые или иногда слабо разветвленные, пушистые, при образовании конидий на верхней части становятся белыми, с мучнистым порошачим налетом, состоят из продольных параллельных гиф, коричневых и шероховатых во внешнем слое. Гифы опушения коричневые, шероховатые, густосептированные, 4—6 мкм толщ. Фиакиды обычно скученные, образуют неплотный гимениальный слой, формируются из боковых клеток внешнего слоя гиф, почти яйцевидные или эллиптические, 6—12 × 4—8 мкм, закругленные к вершине, на самом конце утончаются в короткую стеригму, шероховатые. Конидии удлинённо-булабовидные или почти вытянуто-булабовидные, бесцветные, 8—14 × 1,5—3 мкм, часто заостренные зубчиком на нижнем конце, утончающиеся к вершине, закругленные или притупленные на верхнем конце, гладкие, в цепочках, разной длины.

На маленьких паучках (*Arachnoidea*), определение которых до рода не представлялось возможным после разрушительного действия гриба.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Северная Америка, о-в Шри-Ланка, Европа (Нидерланды), Африка (Гана).

П р и м е ч а н и е. Вид сравнительно редкий, встречается только трижды на юге Приморского края, в обычный для всех нордических сезон. Ареал этого вида довольно интересен, очевидно, он больше распространен в природе, чем известно до сих пор, так как довольно трудно обнаруживается из-за специфического

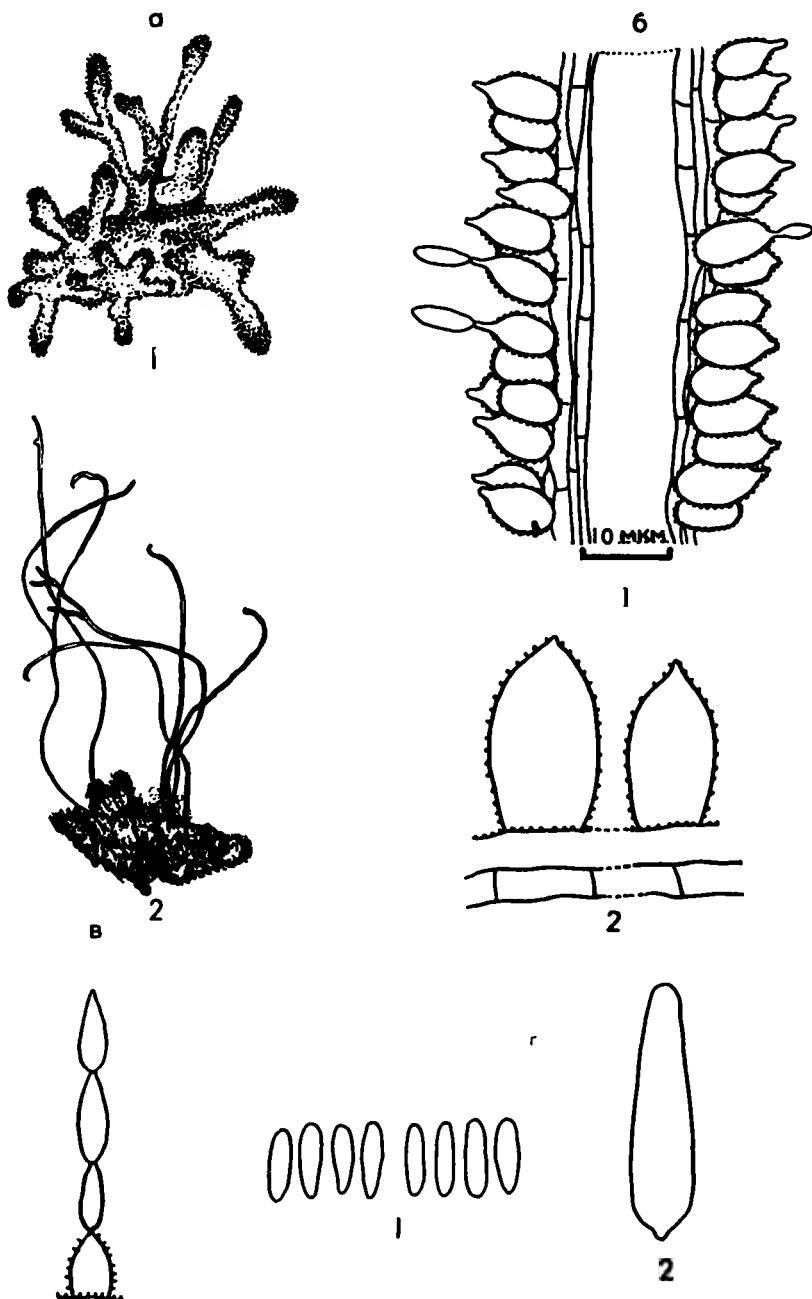


Рис. 41. *Akanthomyces araneorum*:

а — внешний вид корней: 1 — по Mains, 1950, 2 — по Samson, Evans, 1974 ($\times 35$);
 б — фиакиды: 1 — по Samson, Evans, 1974, 2 — ориг. ($\times 2000$); в — фиакиды с конидиями в цепочках, по Mains, 1950 ($\times 1000$); г — конидии: 1 — по Samson, Evans, 1974, 2 — по Mains, 1950 ($\times 3000$).

местообитании и маленьких размеров. Был описан и наиболее часто отмечался в Северной Америке. Совсем недавно обнаружен в Швейцарии и Африке (Samson, Evans, 1974).

Вид интересен строением стромы, что дает возможность рассматривать его как один из промежуточных между родами *Cordyceps* и *Torrubiella*. У него хорошо выражена строма, которая сформирована за счет уплотненных гиф, а не представляет собой просто уплотнения верхнего слоя мицелия, как у *Torrubiella*, но вместе с тем она еще примитивна. Перитеции большого размера, поверхностные и разбросанные, но намечается тенденция связи их со стромой, хотя перитециальный слой еще только зачаточный. Очень интересным и отличительным признаком можно считать опущение всей поверхности перитеция.

Относительно анаморфы еще не все ясно. Н. Кобаяши (Kobayasi, 1941) указывает для этого вида анаморфу *Hymenostilbe arachnophila* (Ditm.) Petch. (Petch, Naturalist, 249, 1931 Syn.: *Isaria arachnophila* Ditm. Sturm, Deutschl. Fl. Abt. III, Bd 1, III, pl. IV, 181).

Э. Мейнс предполагает, что *Isaria arachnophila*, которая была перенесена Т. Петчем в род *Hymenostilbe*, и есть этот вид (Mains, 1950), однако она почему-то всегда относилась разными авторами к синонимам *Gibellula leiopus* (Vuill.) Mains. Интересно, что сам Петч (Petch, 1931) отмечал разницу с образцами Дитмара, у которых конидии были шарообразными. Но в более поздних работах Э. Мейнса эти виды уже не относят к синонимам (Mains, 1958). Р. Самсон и Г. Ивэнс (Samson, Evans, 1974), обнаружившие этот вид в Гансе, считают его типичным представителем рода *Hymenostilbe* по строению коремий, фиалид и конидий, однако конидии были в цепочках, хотя коротких и ломких, что свидетельствует о принадлежности к роду *Akanthomyces*. Синонимика этого вида приведена у них по Э. Мейнсу (Mains, 1958). Очевидно, образование конидий в цепочках зависит от влажности воздуха. Как указывает Т. Петч, при чрезмерно влажной погоде конидии были в длинных цепочках (Petch, 1932). Совместно анаморфа и телеоморфа были обнаружены один раз Э. Мейнсом (Mains, 1950).

Нами анаморфа была обнаружена также только однажды, а телеоморфа *Cordyceps thaxteri* была ошибочно описана как телеоморфа *C. arachnophila* Thaxter (Коваль, 1974).

C. variabilis Petch (рис. 42), Trans. Br. mycol. Soc., 1937, 21 : 42. Mains, Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc., 1939, 55 : 123, pl. 20, fig. D; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 167; Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 207, fig. 40; Moureau, Lejeunia, 1961, 15 : 17, fig. 5, pl. 2, 4; Lejeunia, 1962, 14 : 20; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 104.

Syn.: *Cordyceps viperina* Mains, Mycologia, 1937, 29 : 674.

Мицелий на поверхности куколки заметен только в месте выхода стромы, кремовато-коричневый, войлочный, гифы до 3 мкм толщ.

Строма одиночная, цилиндрическая с заостренной верхушкой, 5—17 мм дл., 0,5—1 мм толщ., охристая, охристо-оранжевая, шелушащаяся. Плодущая часть интеркалярная, латеральная, 2—5 мм дл., со стерильным кончиком 1—1,5 мм дл. и до 1,—52 мм толщ. Центральная, осевая, часть стромы состоит из продольных, параллельных, слегка переплетающихся бесцветных или коричневатых гиф, последующий слой стромы образован переплетающимися коричневыми гифами, которые выступают на поверхность свободными концами, расширяясь на них в шаровидные клетки и собираясь в пучки. Самый поверхностный слой стромы составляет коричневая псевдопаренхима, образуя тонкий кортекс. Перитеции почти поверхностные, погружены только основанием в слой ниже кортекса, прямые, у основания опущены гифами, яйцевидные, 330—600 × 230—400 мкм, коричневые, с хорошо дифференцированными стенками,

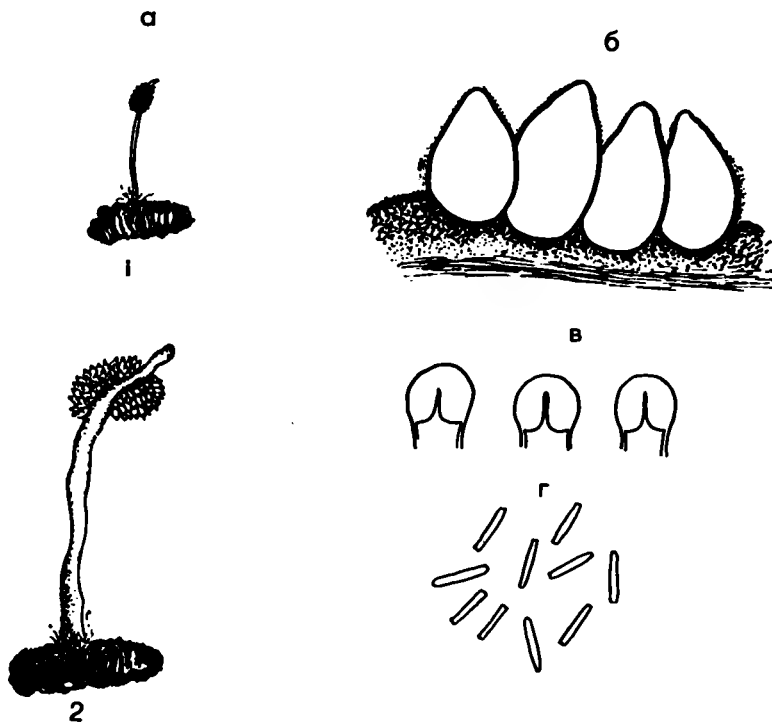


Рис. 42. *Cordyceps variabilis*:

а — внешний вид стром: 1 — ориг. ($\times 1$), 2 — по Mains, 1958 ($\times 3$); б — продольный срез через перитеции ($\times 75$); в — головки асков ($\times 1100$); г — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$).

25—30 мкм толщ. Аски цилиндрические или почти булабовидные, $200-350 \times 8-10$ мкм, на вершине с полусферической головкой 2,5—4 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, почти такой же длины, как аски, 1,5—2 мкм толщ., бесцветные, с многочисленными перегородками, при созревании распадаются на цилиндрические клетки, 5—10 мкм дл.

На личинках жуков (Coleoptera) в гнилой древесине.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Северная Америка, Африка (Конго).

Примечание. Вид довольно редкий и, как отмечает Э. Мейнс., очень переменчивый (Mains, 1958). Интересно, что автор вида *C. viperina* Э. Мейнс отнес его позже к синонимам *C. variabilis* (Mains, 1958), для которого он считает стабильными и характерными следующие признаки: латеральное размещение перитециев, а также шелушащуюся поверхность стром.

Т. Петч (Petch, 1937) указывает, что у этого вида обнаружена анаморфа типа *Hirsutella*, но больше никаких сведений относительно нее ни у него, ни у Э. Мейнса нет.

Ж. Моро (Moureaux, 1949) описал очень близкий вид — *C. truncata*, который отличается только разветвленной стромой.

C. albo-citrinus Koval (рис. 43), Нов. сист. низш. раст., 1974, 11 : 209, рис. 1.

Мицелий на поверхности пораженного насекомого почти незаметный, образует паутинистые волокна лишь у разрывающих участков сегментов куколки, но обильно выступает у основания стром, белый, желтоватый или бело-лимонного цвета. Гифы тонкостенные, 2—3,5 мкм шир., разветвленные, с многочисленными перегородками. Стромы скученные, по три — пять, иногда сросшиеся у самого основания, 12—25 мм дл., 1,5—2,5 мм шир., булавовидные, белые или лимонно-белые, выступают в передней части мумифицированной гусеницы. Плодущая часть верхушечная, булавовидная, хорошо отличается от ножки более яркой окраской и черными точечками выступающих отверстий перитецев, 10—12 мм дл. Ножка цилинд-

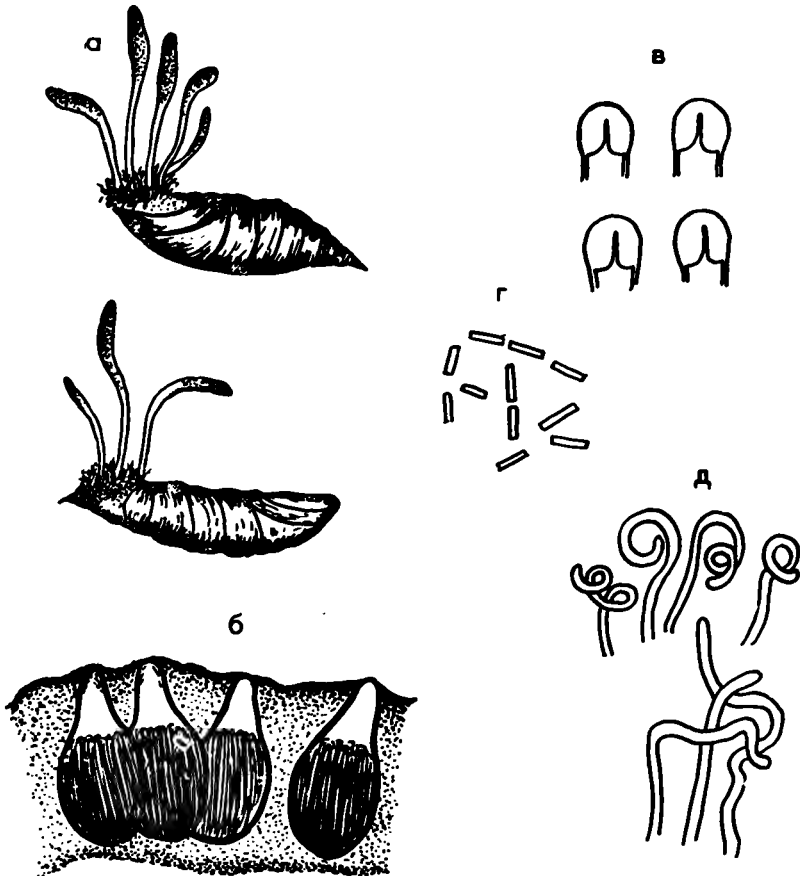


Рис. 43. *Cordyceps albo-citrinus*:

а — внешний вид стром ($\times 1$); б — продольный срез через перитеции ($\times 40$); в — головки асок ($\times 1400$); г — отдельные клетки аспоспор ($\times 1400$); д — гифы.

рическая, плотная, белая, 1—2 мм шир. Перитеции полуяйцевидные или грушевидные, прямые или слегка скошенные, глубокопогруженные, $300-450 \times 210-340$ мкм, стенки их плотные, бурые или почти черные, 40—50 мкм толщ. Аски цилиндрические, $100-190 \times 3-35$ мкм, с шаровидной головкой 4—5 мкм в диам. Аскоспоры нитевидные, 2—3 мкм шир., распадаются на многочисленные цилиндрические клетки 4—5,6 мкм дл.

На личинках чешуекрылых (Sphingidae, Lepidoptera).

Известен только в СССР (Приморский край).

Примечание. *C. albo-citrinus* сходен с *C. deflectens*, от которого отличается рядом признаков: окраской и количеством стром, строением и размерами перитециев, а также размерами асок и отдельных клеток аскоспор. Продолжительное время мы относили вид к *C. deflectens* (Васильева, Коваль, 1961; Коваль, 1962).

C. arachneicola Y. Kobayasi (рис. 44), Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 123, fig., p. 124. Коваль, Нов. сист. низш. раст., 1977, 14 : 85, рис. 1.

Мицелий почти незаметный, пронизывает внутренние части орюшка, серовато-бурый. Гифы 4—4,5 мкм шир., слабосептированные. Строма одиночная, выходит наружу возле головы насекомого, прямая, цилиндрическая, до 5 см. Плодущая часть верхушечная, слегка изогнутая, 1—1,5 см дл., 2 мм толщ. с затупленной верхушкой, оливково-красноватая, при высыхании буреет и приобретает темно-вишневый оттенок, гладкая, ровная. Ножка светло-оливковая, до 1—1,5 мм толщ., плотная, у основания с конидиальными спороношениями в виде разветвленных тяжелей до 1 мм высоты, светло-охристого или почти серо-охристого оттенка. Перитеции прямые, глубокопогруженные, удлинено-эллиптические, $270-320 \times 100-120$ мкм, с толстыми, до 15 мкм стенками. Аски цилиндрические, $230-300 \times 5,8-6,5$ мкм, с округлыми головками, иногда слегка сплюснутыми, $6-6,8 \times 3-4$ мкм. Отдельные клетки аскоспор цилиндрические, с тупыми концами, $5-10 \times 1-1,5$ мкм.

Анаморфа — *Hymenostilbe kobayasii* Koval.

Hymenostilbe kobayasii Koval (рис. 45), Нов. сист. высш. и низш. раст., 1976 : 206, рис. 4. Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 123, *nomen nudum*.

Коремии булабовидные или цилиндрические, более или менее сплюснутые, 2—4 мм выс. и 1—1,5 мм толщ., с притупленной верхушкой, охристые, состоят из перидия 50—100 мкм толщ., конидиеносного слоя и внутреннего. Гифы перидия 3—6,5 мкм толщ., тонкостенные, с многочисленными перегородками, слегка буроватые. Конидиеносный слой бесцветный, 160—260 мкм толщ. состоит из конидиеносцев, конидий и фиалид. Конидиеносцы бесцветные, септированные, неправильно разветвленные, 2—3,5 мкм толщ. Фиалиды акроплеврогенные, рассеянные, ампуловидные, $7 \times 2,5-3$ мкм, несут на острой верхушке по одной конидии. Конидии суженно-эллиптические или почти веретеновидные, у основания слегка заостренные, бесцветные, $9-10 \times 3,2-3,5$ мкм. Внутренняя часть состоит из плотно сросшихся продольных бесцветных густо-

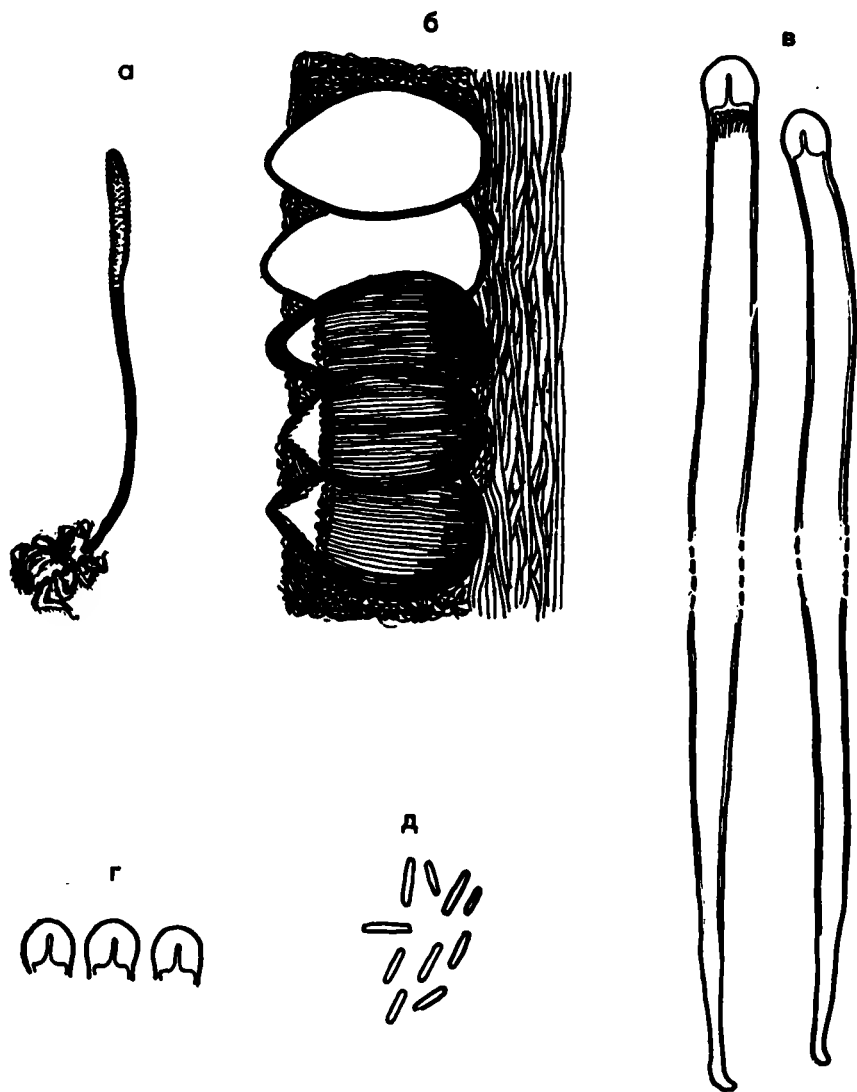


Рис. 44. *Cordyceps arachneicola*:

а — строма на пауке ($\times 1$); б — срез через перитеции ($\times 100$); в — аски ($\times 900$); г — головки асков ($\times 900$); д — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$).

септированных гиф, 2—3,5 мкм толщ., гораздо длиннее остальных двух составных частей и составляет ножку строма, являясь как бы ее основным стержнем. Образуется на тех же стромах, что и телеоморфа. Перитеции размещаются в верхней части стром, а коремни — вдоль ножки строма, поближе к основанию. Телеоморфа встречалась самостоятельно, но анаморфа — только совместно, причем созревание перитециев происходит одновременно с образованием конидий.

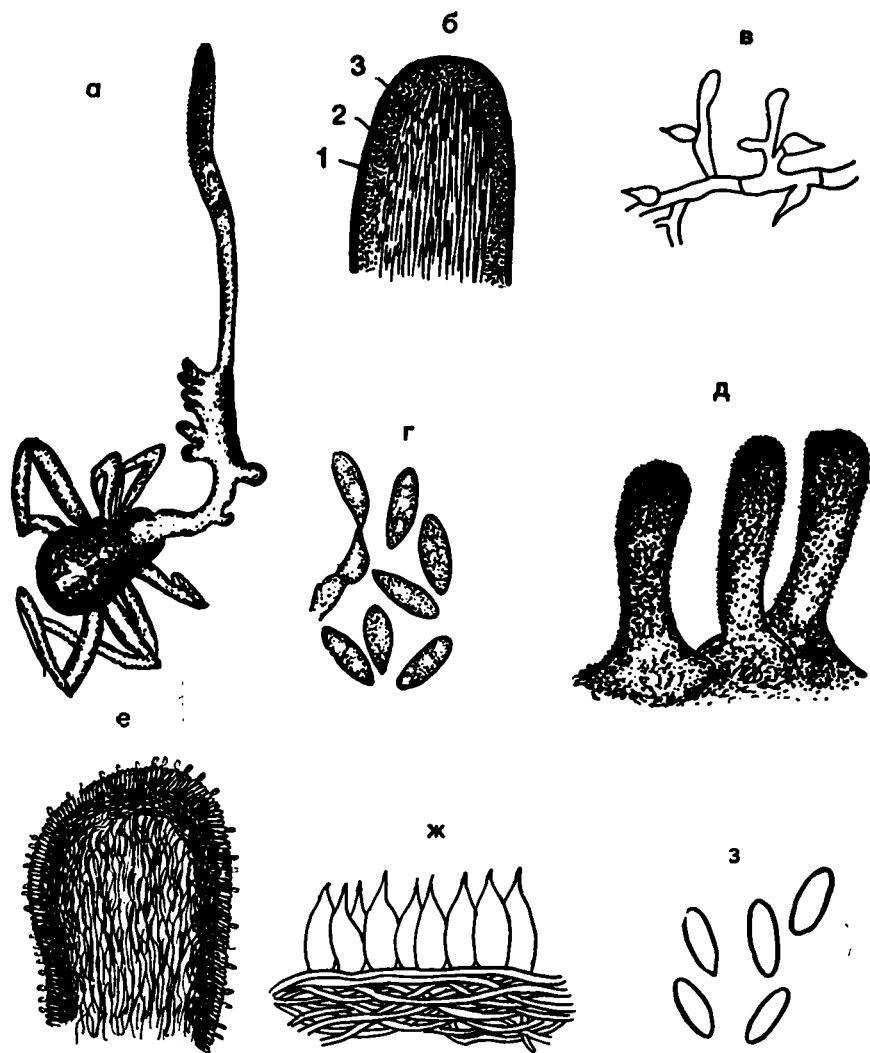


Рис. 45. *Hymenostilbe kobayasi*:

1 — строма с коремиями на пауке ($\times 1,45$); 6 — продольный срез через коремию; 1 — перидий, 2 — конидиеобразующая часть, 3 — медуллярный слой; в — плодущие гифы и конидиеносцы ($\times 720$); г — конидиеносцы и конидии ($\times 1100$); д — отдельные коремии ($\times 25$); е — продольный срез через коремию ($\times 100$); ж — конидиеносцы ($\times 900$); з — конидии ($\times 1100$) (а-з — по Kobayasi, 1941).

На пауке (*Araneus* sp., *Arachnoidea*).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Япония.

П р и м е ч а н и е. Автор этого вида И. Кобаиши приводит описание образца с незрелыми стромами, поэтому в диагнозе нет размеров асков и отдельных клеток аскоспор (Kobayasi, 1941). Нам собрано четыре экземпляра этого вида, у которых были вполне сформированы аски и созревшие аскоспоры, что дало

возможность дополнить предыдущее описание. Характерным для этого вида является расположение конидиальных спороношений в нижней части стром и функционирование их одновременно с созревшими сумчатыми, что у кордицепсов отмечается довольно редко. Локализация его очень ограничена. И. Кобанши приводит детальное описание конидиальных спороношений, но не относит их ни к определенному роду, ни к виду. Считаем необходимым назвать этот вид в честь его первого сборщика и фактического автора, дополнив диагноз и рисунок.

C. atrobrunnea Penz. et Sacc. (рис. 46), Malpigia, 1897, 11 : 522, Icon. Fung. Jav., 1904, 56, pl. 38, fig. 4. Saccardo, Syll. Fung., 1899, 14 : 659; Overum, Tropische Natuur, 1925, 14 : 174, fig. 3c; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 135; Journ. Jap. Bot., 1979, 54, 7 : 211, fig. 1; Коваль, Опред. антомоф. грибов СССР, 1974 : 111, рис. 95.

Мицелий на поверхности выступает только в местах выхода стром, буроватый, войлочный. Внутри куколка полностью мумифицирована, клетки склероциальной ткани неправильные, различной формы, 30—45 мкм дл., бесцветные. Стромы одиночные, выходят из передней или брюшной частей куколки, цилиндрические, темно-коричневые, до 10,5 см дл., прямые или слегка изогнутые. Плодущая часть терминальная, цилиндрическая, 3,5 см дл., 3 мм толщ., верхушка заостренная, со стерильным кончиком до 3—5 мм, темно-коричневая, с почти черными точечками устьиц созревающих перитециев. Ножка мощная, извилистая, гладкая или иногда у основания с небольшими чешуйками, 7—7,5 см дл., несколько уже плодущей части, 2—2,5 мм толщ. Центральная часть стромы состоит из тесно сплетенных продольно расположенных бесцветных слабо-септированных гиф 5—6 мкм толщ. Гифы последующего слоя светло-коричневые, более тонкие, 3—4 мкм толщ., с более частыми перегородками, переплетающиеся. Самый верхний слой плодущей части составляют гифы 2,5—3 мкм толщ., сильно переплетающиеся, коричневые, кортекс отсутствует. Поверхностный слой ножки отличается только расположением гиф, которые почти не переплетаются, очень плотно сросшиеся. Перитеции многочисленные, погруженные, при созревании выступают устьицами на поверхность, прямые, с удлинненными устьицами, продолговатые или почти ампуло-видные, 330—370 × 110—145 мкм. Аски цилиндрические, 140—175 × 4—4,5 мкм, к основанию сужающиеся в короткую ножку, к вершине расширяются в шаровидную головку 5—6 мкм выс. Аскоспоры питевидные, 130—140 × 1 мкм, распадаются на отдельные цилиндрические клетки 6—8 мкм дл.

На куколках чешуекрылых (*Lepidoptera*), погруженных в землю, в долинных лесах, в июле — августе.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Индонезия (Малайский архипелаг), Африка (Уганда).

П р и м е ч а н и е. Вид очень редкий, отмечен только несколько раз в месте сбора. У нас в Приморье встречался также всего три раза и только в строго ограниченном районе. От других видов на чешуекрылых отличается окраской и строением стромы.

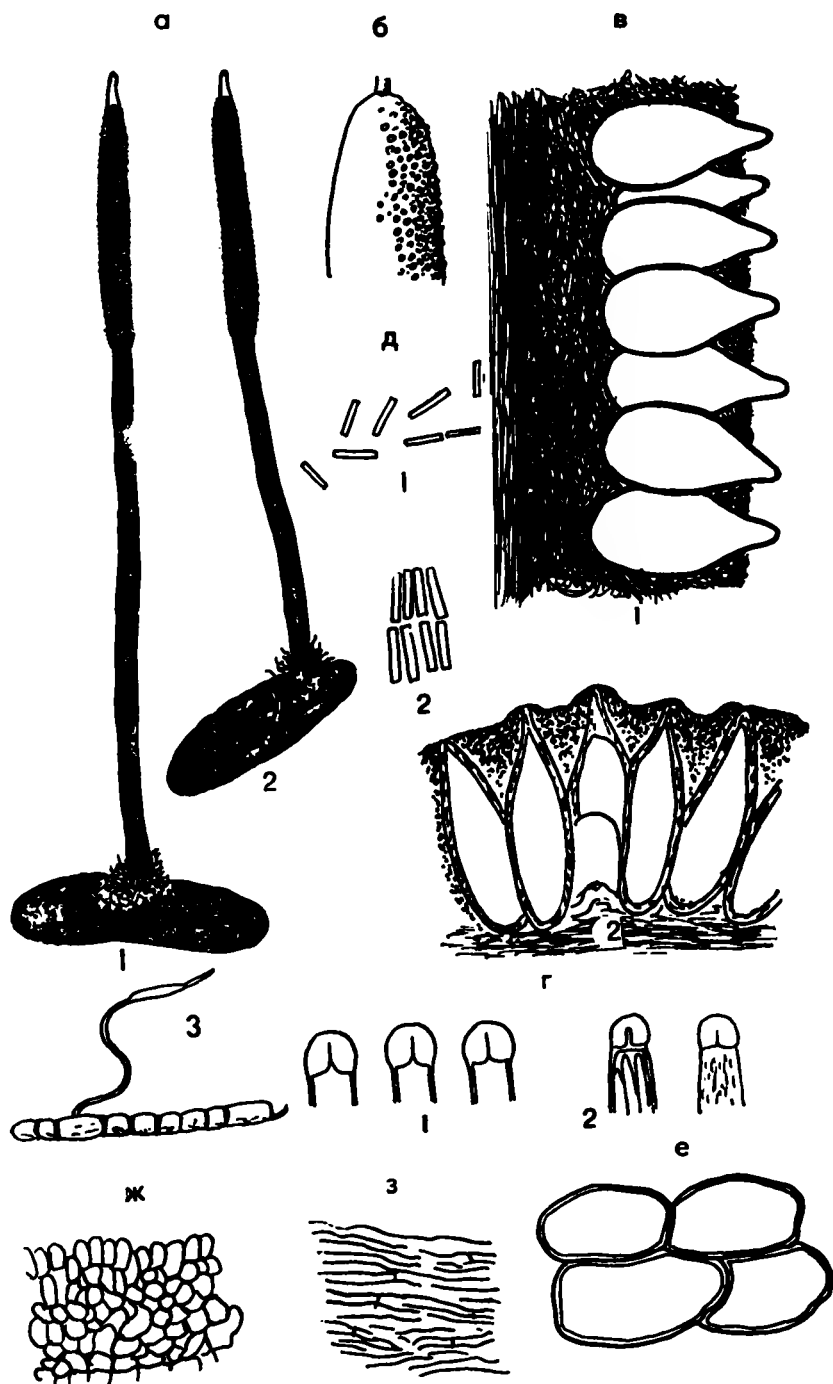


Рис. 46. *Cordyceps atrobrunnea*:

а — общий вид стром: 1, 2 — ориг. ($\times 1$), 3 — по Kobayasi, 1979 ($\times 0,9$); б — верхушечная часть плодущей части со стерильным кончиком ($\times 7,5$); в — продольный срез через перитеции: 1 — ориг. ($\times 50$), 2 — по Kobayasi, 1979; г — головки аск: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, 1979; д — отдельные клетки аскоспор: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, 1979; е — клетки склероциальной ткани ($\times 750$); ж — перидий; з — срединная часть стромы (е-з — по Kobayasi, 1979).

C. chualasae Koval et Nazar. (рис. 47), Нов. сист. низш. раст., 1969, 6 : 110, рис. 1. Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 113, рис. 98.

Мицелий погруженный, на поверхности куколки заметен лишь у основания стромы, желто-бурый, гифы 3—4 мкм шир., с многочисленными перегородками, разветвленные. Стромы одиночные или сросшиеся у основания, выходящие из брюшной части куколки, изогнутые, цилиндрические, мясистые, плотные, 30—40 мм выс., на поперечном сечении округлые, 3—4 мм толщ., кожно-бурые, при высыхании бурые, иногда с желтым оттенком. Гифы стромы продольно параллельные, плотно срастающиеся, бесцветные, 1—3 мкм толщ, по краям стромы образующие охристо-бурый или темно-коричневый слой, состоящий из паренхиматозных полушаровидных или полиэдрических клеток 5—7 мкм и диам. Плодущая часть цилиндрическая, 20—25 мм дл., 1—1,5 мм шир. Перитеции грушевидные или почти овальные, глубокопогруженные, прямые или немного скошенные, 500—600 $\times$ 300—350 мкм, с плотными почти бурыми или иногда совсем темными стенками 50—60 мкм толщ. Аски цилиндрические, немного изогнутые, особенно у основания, 300—450 $\times$ 78 мкм, со сплюснутой шаровидной головкой 12—13 мкм выс. Аскоспоры питевидные, бесцветные, распадаются после освобождения из сумки на цилиндрические клетки 5—7 $\times$ 1—1,5 мкм.

На куколках чешуекрылых (Lepidoptera).

Известен только в СССР (Приморский край).

П р и м е ч а н и я. Гриб назван в честь сопки, где был обнаружен на высоте 1000—1200 м н. у. м., вместе с *C. militaris*, *C. crinalis*, *C. flavo-brunnescens*, *C. takaomontana* и *C. vorobyovii*.

C. chualasae близок к *C. geotrupis* Teng и *C. barnesii* Thwaites ex Berk., которые в СССР пока не обнаружены, но отличается строением и цветом стром, размерами и формой перитециев, а также насекомым-субстратом (Coleoptera).

В культуру на рисе выделялся, но рос очень медленно и не спороносил.

C. coccinea Penz. et Sacc. (рис. 48), Malpighia, 1897, 11 : 524. Monsunia, 1900, 1 : 154; Icon. Fung. Jav., 1904 : 58, pl. 40, fig. 1; Hohnel, Sgzb. K. Akad. Wiss. Wien, 1909, 118, abt 1 : 304; Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1924, 10, 1 : 31, pl. 1, fig. 3; Lloyd, Myc. Writ., 1925, 7 : 1351, pl. 300, fig. 3140; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941, 1941 : 121, fig. p. 122; Moureau, Cordyceps du Congo Belge, 1949 : 28, fig. 11, pl. 1; Lejeunea, 1961, 15 : 36; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 110.

На поверхности пораженного насекомого налет почти незаметен, в полости его образует плотный склероций. Верхние слои склероция состоят из псевдопаренхиматозной ткани, клетки которой 4—10 мкм

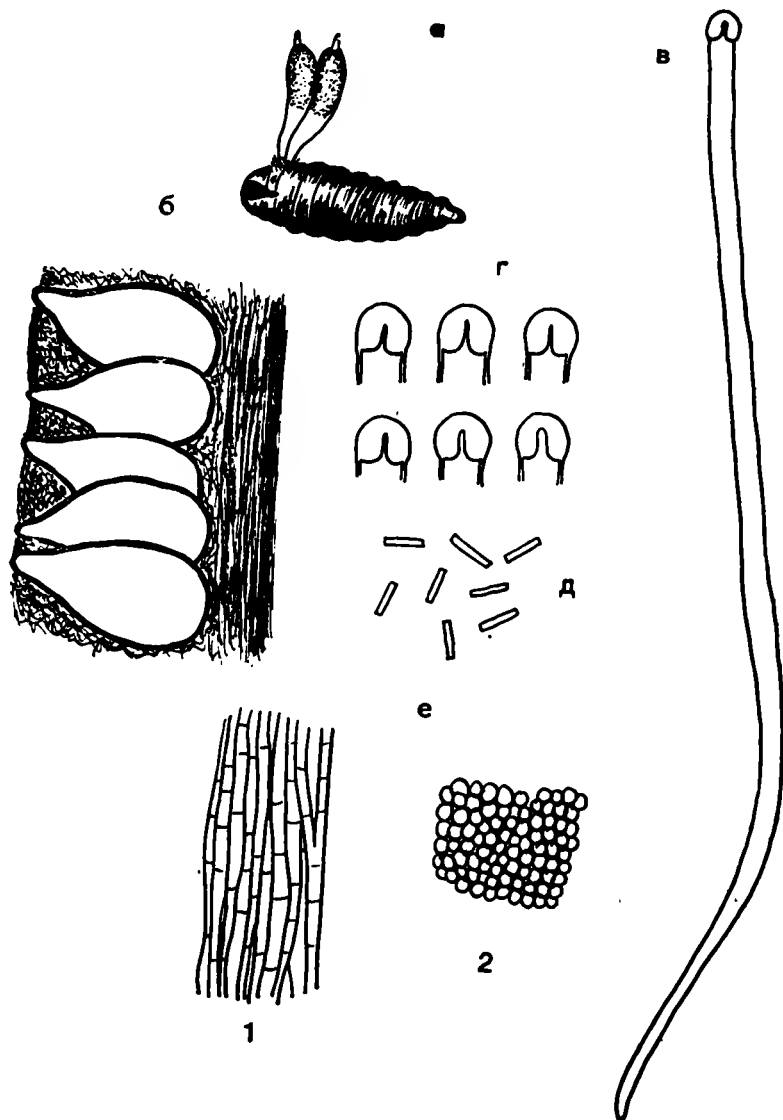


Рис. 47. *Cordyceps chualasae*:

а — внешний вид стром ($\times 1$); б — продольный срез через перитеции ($\times 30$); в — аска ($\times 330$); г — головки асков ($\times 1100$); д — отдельные клетки аскоспор ($\times 1400$); е — гифы центральной части стромы: 1 — при продольном сечении ($\times 450$), 2 — при медиальном ($\times 540$).

толщ., бесцветные. Стромы группами по пять — пятнадцать; созревают не одновременно, 4—9 мм выс., цилиндрические или почти булавовидные, телесного, мясного или оранжевого цвета, прямые или слегка изогнутые, четко разделяются на плодущую часть и ножку. Плодущая часть вершущечная, цилиндрическая или эллип-

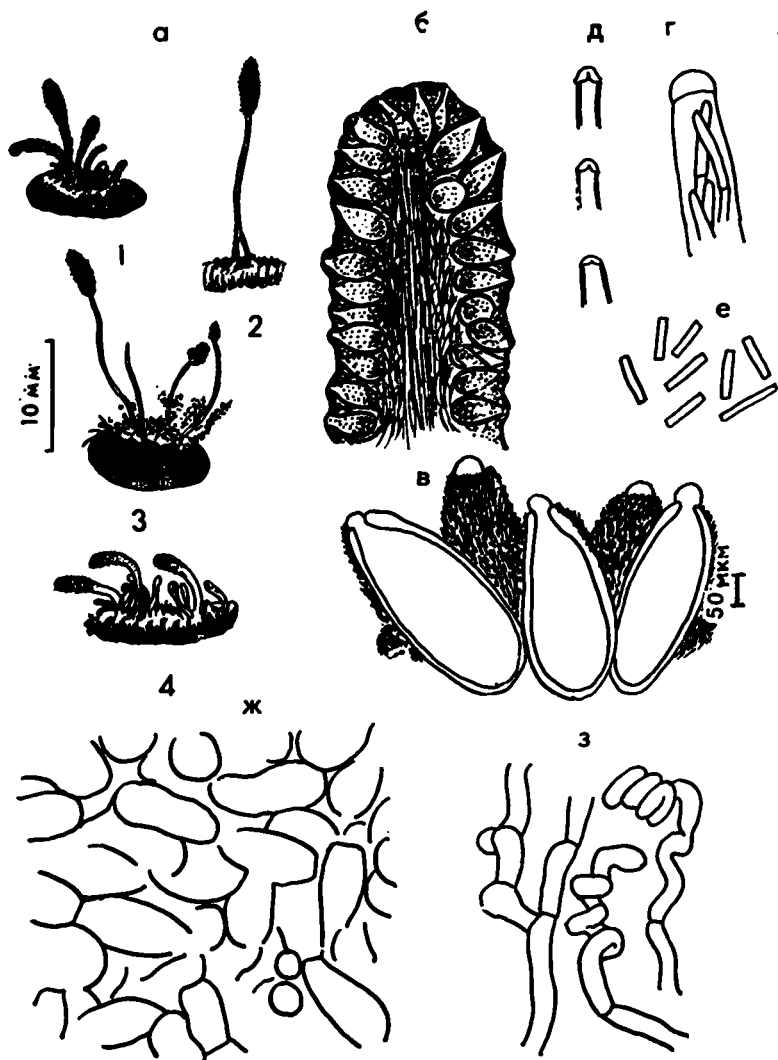


Рис. 48. *Cordyceps coccinea*:

а — внешний вид стром: 1 — орг. ($\times 1$), 2 — по Petch, 1932, 3 — по Moureau, 1949, 4 — по Kobayasi, 1941, ($\times 3/4$); б — продольный срез через плодущую часть стромы ($\times 30$); в — группа перитециев, по Moureau, 1949; г — аска с аскоспорами, по Moureau, д — головки асков, по Kobayasi, 1941 ($\times 1120$); е — отдельные клетки аскоспор ($\times 1400$); ж — склероциальная ткань, по Kobayasi, 1941 ($\times 720$); з — гифы, образующие опушение базальной части стромы, по Kobayasi, 1941 ($\times 720$).

тическая, реже головчатая, 2—4 мм выс., 1 мм шир., с тупым закругленным концом. Ножка топкая, 0,2—0,6 мм толщ., одноцветная с плодущей частью. Перитеции прямые или располагаются слегка наклонно, погруженные, скученные, яйцевидные, $230\text{--}260 \times 120\text{--}150$ мкм, парietальный слой их 10—42 мкм толщ., желтоватый, внутренние слои перитециальной стенки составляют гифы

1,7—3 мкм толщ., тонкостенные, бесцветные, разветвленные, отверстия перитециев четко очерченные, 10—12 мкм в диам., более темные, окруженные уплотненным слоем парietальной ткани. Аски цилиндрические, $150 \times 3\text{--}3,5$ мкм, с приплюснутой головкой 1—1,5 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, распадаются на отдельные цилиндрические клетки с обрубленными или слегка закругленными концами, $3 \times 0,5$ мкм.

На куколках чешуекрылых (Lepidoptera).

Распространение в СССР: ЭССР, БССР (заповедник «Беловежская пуца»), РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Япония, о-ва Ява, Шри-Ланка, Африка (Конго).

Примечание. Вид очень четко дифференцируется, но исследователи его приводят различные размеры репродуктивных органов (табл. 4).

Таблица 4. Размеры структур *S. coccinea* по данным разных авторов

Структуры	Pen'g et Saccardo, 1897	Petch, 1924	Mourcau, 1949	Kobayasi, 1941
Перитеции	$185\text{--}200 \times 110\text{--}125$, удлиненные	350×100 , бутылчатые	$235\text{--}450 \times 140\text{--}200$, яйцевидные	$230\text{--}260 \times 120\text{--}150$, ийцевидные
Аски	$150\text{--}160 \times 3,5$	—	$200\text{--}300 \times 4\text{--}5$	$150 \times 3\text{--}3,5$
Отдельные клетки аскоспор	$3,5 \times 1$, цилиндрические, бацилловидные	$2\text{--}4 \times 1$, цилиндрические	$4\text{--}7,5 \times 0,75\text{--}1$, цилиндрические	$3 \times 0,5$, цилиндрические

В СССР этот вид достаточно широко встречается в различных флористических зонах, но размеры репродуктивных органов у собранных нами 17 образцов укладывались в пределы, указанные И. Кобаяши (Kobayasi, 1941). Поскольку его описание наиболее соответствует нашему представлению об объеме этого вида, мы считаем возможным приводить его, так как авторское описание более скудное.

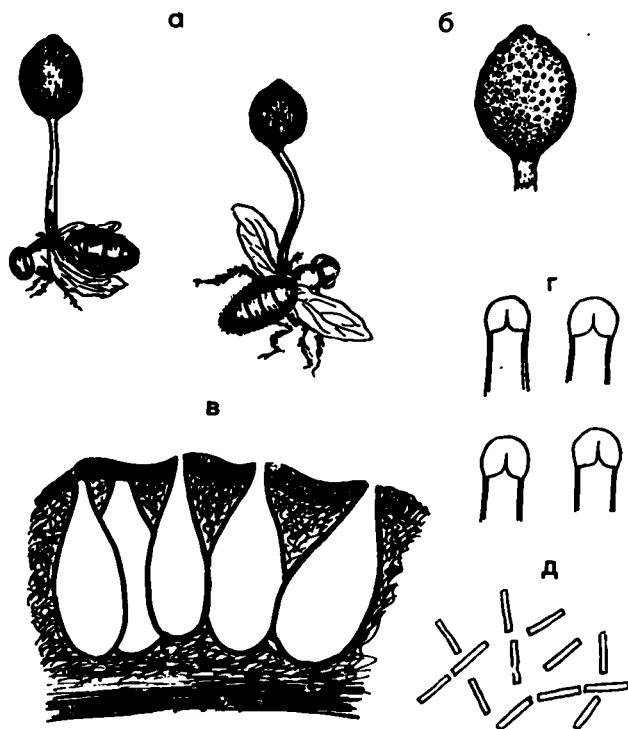
Вид отличается от очень близкого *S. militaris* погруженными глубоко и располагающимися более косо перитециями, цветом и габитусом стром. Однако у образцов, собранных в Японии, плодущая часть ланцетовидная или почти веретеновидная, тогда как предыдущие исследователи наблюдали яйцевидно-цилиндрическую, цилиндрическую или почти шаровидную формы (Kobayasi, 1941). По нашему мнению, эти разногласия возникли вследствие субъективного восприятия и трактовки формы, так же, как и во многих случаях окраски.

S. ditmari Quel. (рис. 49), Bull. Soc. Bot. France, 1877, 24 : 330, pl. 6, fig. 14a—f. Saccardo, Syll. Fung., 1883, 2 : 570; Cooke, Veg. Wasps, 1892 : 55; Massee, Ann. Bot., 1895, 9 : 16; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 149; Journ. Jap. Bot., 1980, 55, 9 : 280, fig. 8, 9; Cejpr, Ceska Mykol., 1956, 10, 1 : 31, fig. 7; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 113.

Мицелий белый, желтоватый, кремоватый или слегка охристый, пронизывает все тело насекомого, плотно обволакивая его по всей поверхности, образуя сплошной войлочный налет, гифы желтые, 1,6—5 мкм толщ., малосептированные. Стромы тонкие, нежные, желтых оттенков, одиночные или небольшими группами по две-

Рис. 49. *Cordyceps ditmari*:

а — внешний вид стромы (×1); б — плодущая часть стромы (×2); в — продольный срез через группу перитециев (×35); г — головки асков (×1100); д — отдельные клетки аскопор (×1100).



три, 25—30 мм выс., прямые или слегка изогнутые, простые или разветвляются почти у основания, хорошо разделяются на плодущую часть и ножку. Плодущая часть шаровидная, яйцевидная или овальная, желтая, соломенно-желтая, при старении несколько темнеет и приобретает охристые оттенки, 6—8 мм в диам. или до 10 мм выс. и 7 мм шир., гладкая, немного шероховатая от выступающих при созревании устьиц перитециев, буровато-коричневого цвета. Ножка прямая или немного извилистая, очень нежная, почти нитевидная, до 1 мм толщ., ровная, у основания слабо опушенная, лимонно-палевая, с возрастом темнеющая. Центральная часть стромы состоит из продольных бесцветных плотно расположенных параллельных гиф до 6 мкм толщ., редкосептированных. Последующий слой представлен тонкостенными гифами 3—4 мкм толщ., густосептированными, переплетающимися между собой, слегка окрашенными в желтые тона. Самый верхний слой состоит из рыхло расположенных, свободно переплетающихся гиф желтого цвета, 3—4 мкм толщ., но на поверхности концы гиф тесно переплетаются, образуя кортекс до 15 мкм толщ. Перитеции прямые, погруженные, полушаровидные или ампуловидные, 200—400 × 100—180 мкм, с хорошо выраженными, хотя и тонкими стенками до 20 мкм толщ., окрашенные в желто-коричневые тона, более темные, чем строма. Аски цилиндрические, 8-споровые, 130—170 × 3,5—4,5 мкм, с шаровидной головкой 5,5 мкм в диам. Аскоспоры нитевидные, 95—150 ×

× 1,5—2 мкм, распадаются на отдельные цилиндрические клетки 3—4 мкм дл.

На осax (*Vespa* sp., Hymenoptera), в июне — июле.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Европа (Франция).

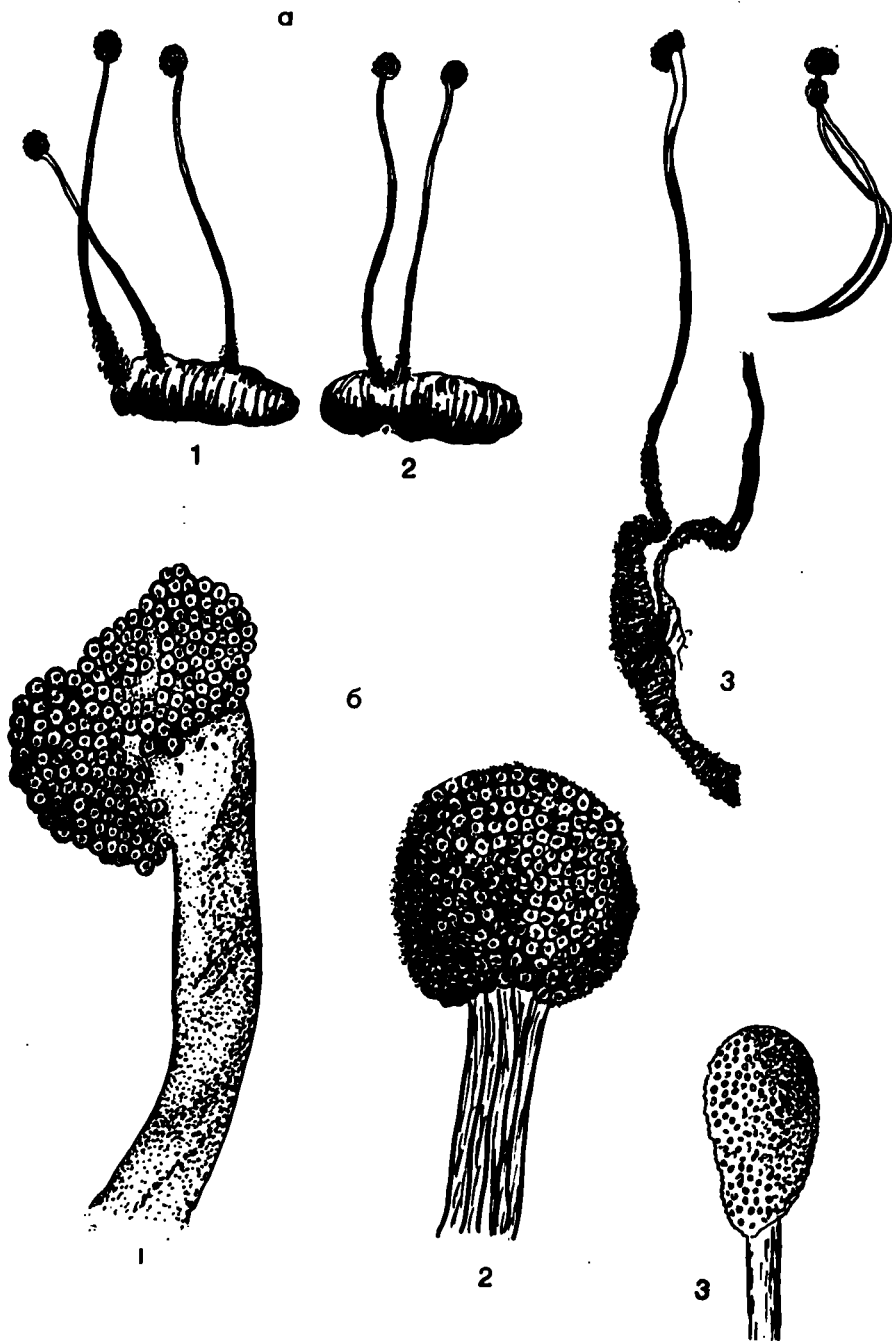
П р и м е ч а н и е. Вид наименее распространенный на осax, строго приуроченный к умеренной зоне, с ограниченным ареалом.

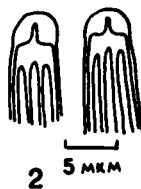
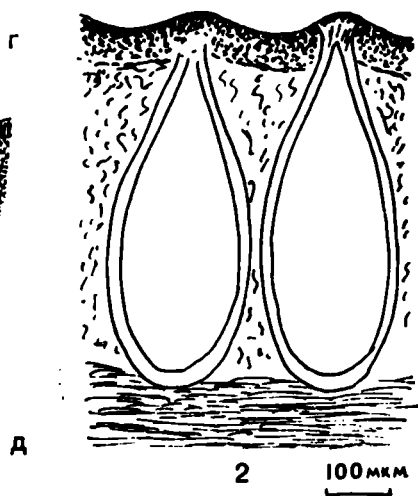
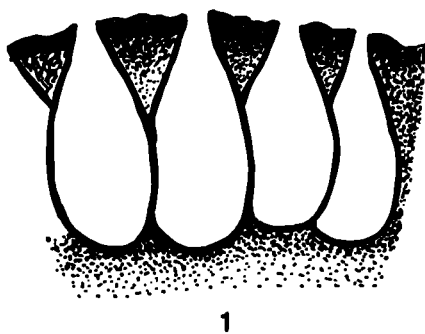
Автор вида Л. Келе (Quelét, 1877) считал, что анаморфа *C. ditmari* — *Isaria spheosphila* Ditm., с чем соглашались А. Мессе (Massee, 1895). Однако позже Т. Петч (Petch., 1932, 1938) отнес *Isaria spheosphila* к роду *Hymenostilbe* и после тщательной ревизии пришел к выводу, что *H. spheosphila* является анаморфой другого вида — *C. spheoscephala*, также обнаруженного на осax. Мнение Т. Петча подтверждено другими исследователями и в настоящее время считается доказанным. Однако вопрос об анаморфе *C. ditmari* остался открытым, так как больше никто не находил ее, но изображение и описание ее, сделанные самим А. Келе, дают возможность предполагать отличия ее от *H. spheosphila*. Вид назван в честь миколога Л. Дитмара.

C. entomorrhiza (Dickson) Lk ex Fr. (рис. 50), *Summa Veg. Scand.* 1849 : 381. Link, *Handb.*, 1833, 3 : 347 ut *Cordiceps*; Saccardo, *Michelia*, 1879, 1 : 320; *Syll. Fung.*, 1883, 2 : 567; Hennings, *Naturw. Wochenschr.*, 1896, 11, 27 : 318; 27 : 318, fig. 3; Lloyd, *Myc. Writ.*, 1913, 4, let. 47; 15; 1914, let. 51 : 4; 1920, 6 : 915, pl. 143, fig. 1623; Petch, *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1933, 18, 1 : 54; 1938, 21, 2 : 297; Mains, *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 1934, 74 : 264, pl. 3, fig. c; Kobayasi, *Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig.*, 1941 : 173; Mains, *Bul. Tor. Bot. Club*, 1951, 78, 2 : 122; *Mycologia*, 1958, 50, 2 : 211, fig. 46; Pilat, *Česka Mycol.*, 1953, 7 : 21, fig. 2; Moureu, Lejeunea, 1962, 14 : 7, fig. 7, 19 c; Коваль, *Опред. энтомоф. грибов СССР*, 1974 : 116; Kobayasi, Shimizu, *Bull. Natn. Sci. Mus.* 1978, 4, 2 : 49, fig. 7.

Сын.: *Sphaeria entomorrhiza* Dickson, *Plant. Crypt. Bril.*, 1785, fasc. 1 : 22, pl. 3, fig. 3. Fries, *Syst., Myc.*, 1823, 2 : 324; *Torrubia cinerea* Tul., *Sel. Fung. Carp.*, 1861, 1 : 61, 1865, 3 : 15, pl. 1, fig. 11; *Cordiceps cinerea* (Tul.) Sacc., *Michelia*, 1879, 1 : 320. Saccardo, *Syll. Fung.* 1883, 2 : 570; Cooke, *Veg. Wesps.*, 1892 : 73, pl. 1, fig. 6; Massee, *Ann. Bot.*, 1895, 9 : 152; Hennings, *Naturw. Wochenschr.*, 1896, 11, 27 : 318, fig. 2; Lindau, *Engl. Nat. Pflanzenfam.*, 1897, 1, 1 : 369, fig. 246E; *Cordiceps carabi* Quel., *Assoc. Franc. Avanc. Sc.*, 1898, 26, Ses. 2 : 452, pl. 4, fig. 19. Saccardo, *Syll. Fung.*, 1899, 14 : 661; Migula, *Krypt. Fl.*, 1913, 3, 3 : 765; *Torrubia eleutheratorum* (Nees.) Schroet., *Krypt. Fl. Schles.*, 1908, 3, 2 : 277; *Cordiceps eleutheratorum* (Nees.) Migula, *Krypt. Fl.* 1913, 3, 3 : 765.

Мицелий на поверхности незаметен, внутри полость пораженной куколки постепенно мумифицируется и превращается в плотный склеротий. Гифы бесцветные или светло-коричневые, 3—5 мкм шир. Стромы скученные или разбросанные, по две — четыре высота их — 3,5—4 см, хорошо дифференцированы. Плодущая часть полушаровидная или яйцевидная, 2—3 × 2 мм, вся бородавчатая от выступающих перитециев, светло-вишно-красная или тускло-коричневая при высыхании. Ножка прямая, 0,5—0,8 мм толщ., светло-коричневая, с налетом сверху, серовато-коричневая и гладкая ниже до





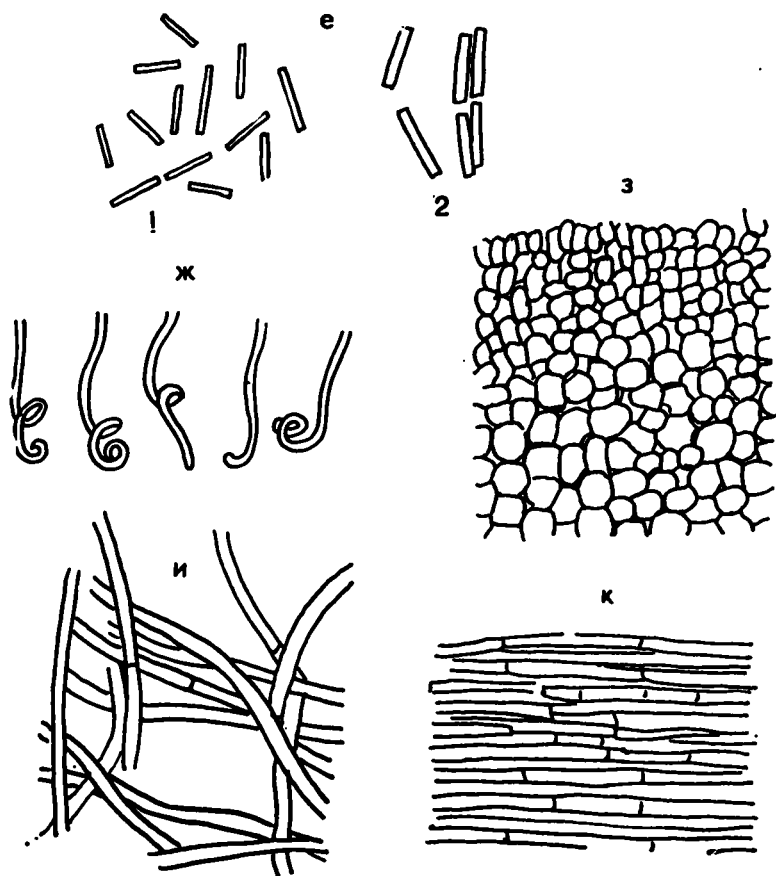


Рис. 50. *Cordyceps entomorrhiza*:

а — внешний вид стром: 1, 2 — ориг. ($\times 1$), 3 — по Mains, 1951 ($\times 1,8$); б — верхняя часть стромы: 1 — ориг. ($\times 20$), 2 — по Mains, 1951 ($\times 14$), 3 — по Kobayasi, Shimizu, 1978; в — стромы с конидиальными спороношениями: 1 — *Polycerphalomyces ramosa*, по Mains, 1951 ($\times 6$), 2 — *Tilachliidiopsis nigra*, по Mains, 1951 ($\times 6$); г — продольный срез через перитеции: 1 — ориг. ($\times 50$), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1978; д — головки асков: 1 — ориг. ($\times 1400$), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1978; е — отдельные клетки аскоспор: 1 — ориг. ($\times 1400$), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1978; ж — гифы верхнего слоя плодущей части ($\times 270$); з — перидий плодущей части; и — гифы, образующие верхний слой ткани между перитециями; к — ткань ножки (з—к — по Kobayasi, Shimizu, 1978).

основания. Внутренний центральный слой всей стромы состоит из уплотненных продольных бесцветных или коричневатых гиф. На ножке хорошо отличается внешний тонкий слой, состоящий из продольных темно-коричневых гиф 3—4 мкм толщ. Ножка при высыхании становится сморщенной, с продольными желобками, изогнутой, цвет изменяется до темно-коричневого, иногда с отблеском. Кортекс образован коричневой паренхиматозной тканью, в верхнем слое — из удлиненных бесцветных или коричневатых клеток. Между выступающими перитециями располагаются извитые свободные гифы. Перитеции конусовидные или удлинено-яйцевидные,

600—950 × 230—400 мкм, скученные, со стенками 25—35 мкм толщ., прямые. Аски цилиндрические, 300—600 × 4—6 мкм, с головкой 2,5—3 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, 1,5 мкм шир., с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные клетки 6—10 мкм дл.

Анаморфа — *Hirsutella eleutheratorum*.

Hirsutella eleutheratorum (Nees. ex Fr.) Petch. Naturalist, 1932 : 45. Trans. Br. mycol. Soc., 1933, 18, 1 : 135; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Univ. Daig., 1941 : 173; Mains, Bul. Tor. Bot. Club, 1951, 78, 2 : 122; Mycologia, 1958, 50, 2 : 212; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 190; Kobayasi, Shimizu, Bull. Natl. Sci. Mus., 1978, 4, 2 : 49.

Syn.: *Isaria eleutheratorum* Nees., Syst., 1817 : 86, fig. 84 E. Fries, Syst. Myc., 1829, 3 : 274; Saccardo, Syl. Fung., 1886, 4 : 587; Cooke, Veg. Wasps, 1892 : 74; *Torrubia eleutheratorum* (Nees). Schroet., Lindau, Rabenh. Krypt. Fl., 1910, 9 : 325.

Конидиальные спороношения образуются на верхней части ножки сразу же под плодущей частью и составляют палет. Фиалиды почти цилиндрические или булабовидные, бесцветные, 12—16 × 2—2,5 мкм, образуют сплошной палисадный слой, возникающий латерально на верхних гифах небольших булабовидных коремий или на коротких боковых клетках. Стеригмы отсутствуют или очень короткие и плохо различимы. Конидии удлинненно-эллиптические до веретеновидных, 5—8 × 2—3 мкм, к концам утончающиеся, но закругленные.

На личинках жесткокрылых (Coleoptera), особенно часто на жуках (Carabus sp.).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край), БССР (заповедник «Беловежская пуща»).

Общее распространение: Европа (Англия, ГДР, ФРГ, Бельгия, Франция, Италия), Северная Америка, Африка (Конго).

Примечание. Сведения, имеющиеся в литературе по этому виду, слишком обильны, но не менее запутаны. Нет единого мнения о его авторстве: И. Кобаяши (Kobayasi, 1941) называет его *C. entomorrhiza* (Dickson) Link ex Fr., Э. Мейнс (Mains, 1958) — *C. entomorrhiza* (Fr.) Link, а Ж. Моро (Moureau, 1962) — *C. entomorrhiza* (Dicks.) Link. На самом деле гриб был описан как *Sphaeria entomorrhiza* Диксоном в 1785 г. (Dickson, Plant. Crypt. Brit. fasc. 1, 22, 1785, цит. по Kobayasi, 1941). Под этим же названием он был внесен Э. Фризом в 1823 г. в *Systema Mycologicum*, поскольку к тому времени сам род *Cordyceps* еще не был установлен. После того как Линк описал род *Cordyceps* в 1833 г. (Link, Handb., 3, 347, 1883), *Sphaeria entomorrhiza* была перенесена им к корлицесам. Поэтому правильно записывать этот вид как *C. entomorrhiza* (Dickson) Link ex Fr. Синонимика этого вида также чрезвычайно сложна. И. Кобаяши (Kobayasi, 1941) и Э. Мейнс (Mains, 1958) считают синонимами *C. cinerea* Sacc. и *C. sarabi* Quel., признавая отдельными видами *C. scottiana* Lloyd и *C. glaziovii* P. Henn. Ж. Моро (Moureau, 1962) опровергает это представление, предлагая сохранить *C. cinerea*, но с другими авторами — *C. cinerea* (Tul.) Fr., а синонимами этого вида считать *C. sarabi* Quel., *C. eleutheratorum* Nees и *C. entomorrhiza* (Dicks.) Link sensu Petch. Синонимами *C. entomorrhiza* (Dicks.) Link Ж. Моро считает *Torrubia entomorrhiza* (Dicks.) Tul., *C. gracilis* Berk., *C. scottiana* Lloyd и *C. glaziovii* P. Henn. Такие разноречивые представления обусловлены отсутствием четкого разграничения близких видов, особенно *C. gracilis* и *C. entomorrhiza*. До 1949 г., до тех пор пока не был обнаружен образец *C. entomorrhiza*.

hiza с конидиальными спороношениями, считалось, что в Америке распространены только *C. gracilis* (Mains, 1951). После тщательной ревизии гербарных образцов Ц. Ллойд (Lloyd, 1913) и позже Т. Петч (Petch, 1933) пришли к выводу, что *Torrubia entomorrhiza* есть не что иное, как *C. gracilis*, а *T. cinerea* — *C. entomorrhiza*, который под именем *C. cinerea* был широко известен в Европе. Они же считают, что *C. cinerea* и *C. sarabi* — один и тот же вид. Нам кажется, что с этим стоит согласиться, поскольку их выводы основаны на исследовании гербарных образцов, в то время как Ж. Моро проводит сравнение диагнозов, которые во всех случаях не могут отобразить полностью существующие отличия. Относительно анаморфы мнения чрезвычайно противоречивы. Впервые об анаморфе *Cordyceps cinerea*, который считается синонимом *C. entomorrhiza*, упоминает Ж. Шпетер (Schroeter, 1908). Он приводит описание гриба под названием *Torrubia eleutheratorum* (Nees) Schroet., переносит его из рода *Isaria*, поскольку к тому времени была описана *Isaria eleutheratorum* Nees. (Nees, 1817), и указывает на связь с *C. cinerea*, но не упоминает о том, обнаруживал ли он вместе анаморфу и телеоморфу. Позже Т. Петч (Petch, 1932) перенес этот вид в род *Hirsutella* и указал, что *Hirsutella eleutheratorum* (Nees) Petch — анаморфа *C. entomorrhiza*, но никаких убедительных доказательств не привел. Год спустя, при изучении коллекций, Петч обнаружил на образцах *C. entomorrhiza* вместе с хорошо развитыми перитециями гриб *Stilbella setiformis* (Vahl.) Petch и предложил считать последний анаморфой *C. entomorrhiza* (Petch, 1933). Продолжая изучать этот вид, Т. Петч рассмотрел все имеющиеся образцы, обращая особое внимание на наличие конидиальных спороношений. Он пришел к выводу, что *Stilbella setiformis* (Vahl.) Petch есть не что иное, как *Stilbum ramosum* Peck, и этот вид нельзя считать анаморфой *C. entomorrhiza* (Petch, 1939). Т. Петч предложил считать *Stilbum ramosum* гиперпаразитом *C. entomorrhiza*. В это же время в Японии на жуках был описан вид *Tilachlidiopsis nigra* Yakusiji et Kumazawa (Syn. *Isaria nigra* Yakusiji et Kumazawa), который также встречался на стромах *C. entomorrhiza* совместно с перитециями (Yakusiji, Kumazawa, 1930a, б). И. Кобаяси (Kobayasi, 1937) убежден, что эти грибы тесно связаны между собой. Однако на приведении им рисунке изображена плодущая часть с незрелыми перитециями, а на ней и у основания ее — разветвленные кормины. Анализируя возможность этой связи, Т. Петч заключил, что это также гиперпаразит *C. entomorrhiza* (Petch, 1939). Э. Мейнс попытался исследовать весь накопившийся материал и прийти к какому-либо выводу. После тщательного изучения гербарных образцов он разделил их на группы, у которых имеются и отсутствуют корминальные спороношения. При этом был обнаружен интересный экземпляр (в Mycological Collection of the Bureau of Plant Industry) под названием *Cordyceps entomorrhiza* Fr. forma *spermatophora* Rab. (№ 1218), у которого корминальные спороношения были хорошо сформированы. Сравнивая все образцы с описаниями анаморф, имеющимися у предыдущих авторов, Э. Мейнс (Mains, 1948) пришел к выводу, что *Stilbum ramosum* есть не что иное, как *Polycyphalomyces ramosa* (Peck) Mains, но о связи их с *C. entomorrhiza* не высказал никакого мнения. Суммируя результаты всех исследований по установлению связи телеоморфы и анаморфы у *C. entomorrhiza*, Э. Мейнс высказал интересное предположение о возможности существования двух очень близких видов, которые мало отличаются телеоморфами, но имеют четко разграничивающиеся анаморфы (Mains, 1951). Ж. Моро (Mougeau, 1962), также изучавший этот вид, вообще не упоминает об анаморфе. И на сегодняшний день вопрос о ней не решен.

К сожалению, образцы, собранные нами, были без конидиальных спороношений, а поскольку Э. Мейнс в окончательной монографической обработке рода *Cordyceps* (Mains, 1958) все же приводит *Hirsutella eleutheratorum* как анаморфу для *C. entomorrhiza*, мы соглашаемся с ним. О припадлости этого типа конидиальных спороношений к роду *Hirsutella* также имеются критические замечания ряда авторов, в том числе самого Э. Мейнса (Mains, 1951), который считает, что *Hirsutella eleutheratorum* должна быть по ряду характерных признаков перенесена в род *Hymenostilbe*. Но поскольку в более поздних работах Э. Мейнс — автор крупных статей по изучению видов этих родов — цитирует предыдущих исследователей и оставляет название *Hirsutella eleutheratorum* (Mains, 1958), то, не имея основательных доказательств о родовой принадлежности гриба, мы также соглашаемся с ним.

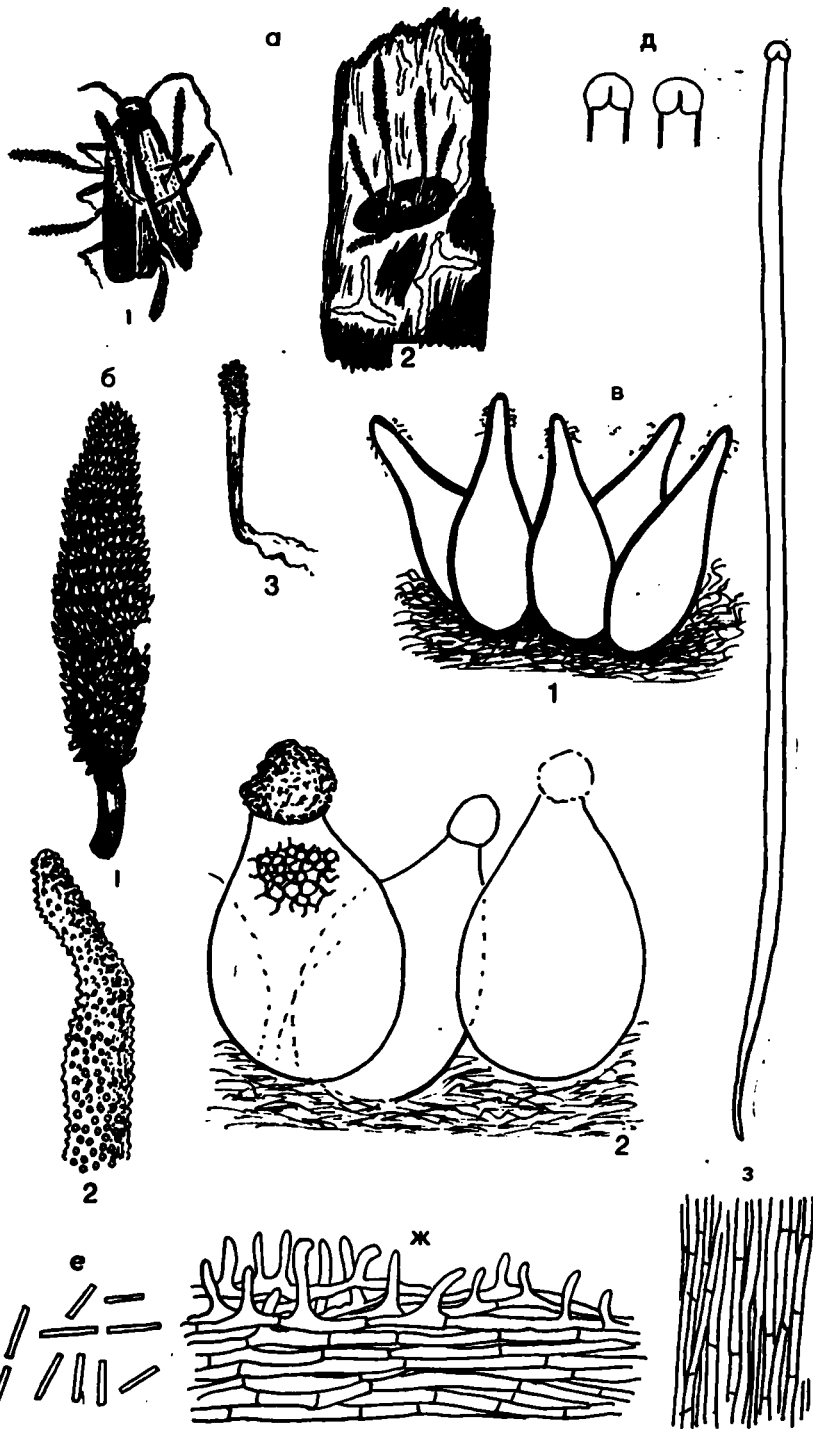


Рис. 51. *Cordyceps erotyli*:

а — внешний вид стром ($\times 1$): 1 — на жуке, 2 — на куколке в стволе дерева (1, 2 — ориг.), 3 — по Kobayasi, 1979; б — плодущая часть стромы: 1 — ориг. ($\times 10$), 2 — по Kobayasi, 1979; в — продольный срез через перитеции: 1 — ориг. ($\times 65$), 2 — по Kobayasi, 1979; г — аска ($\times 660$); д — головки асов ($\times 1100$); е — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$); ж — гифы поверхностного слоя плодущей части ($\times 720$); з — ткань срединной части стромы, по Kobayasi, 1979

C. erotyli Petch, (рис. 51), Trans. Br. mycol. Soc., 1937, 21, 1 : 40. Mains, Bull. Torrey Bot. Club, 1939, 86, 1 : 49; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 105; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 106; Kobayasi, Journ. Jap. Bot., 1979, 54, 9 : 260, fig. 5.

Мицелий коричневатый, с ржавым оттенком, слегка паутинистый, нежный, состоит из мало разветвленных тонкостенных гиф, 2,5—3 мкм шир., обволакивает участками только брюшную часть. Стромы многочисленные, три — семь, выходят на поверхность из торакального или брюшного отделов между сегментами, приподнимая в стороны крылья, иногда пронизывая их, очень маленькие, до 20 мм выс., яркие, сначала желтые, янтарно-желтые, с возрастом становятся красно-коричневыми, простые или вильчато разветвленные, прямые или слегка изогнутые. Плодущая часть цилиндрическая с закругленной верхушкой или булавовидная, 1,5—4,5 мм выс. и до 1,5 мм толщ., с небольшими бугорками выступающих при созревании перитециев. Ножка до 1 мм толщ., с желтоватым палетом сверху, красно-коричневая внутри. Центральную, осевую часть стромы составляют продольные, параллельно расположенные, плотно сросшиеся гифы 5—7 мкм толщ., с хорошо заметными оболочками до 1,5 мкм толщ., бесцветные. Последующий слой слегка окрашенный, желтоватых оттенков, состоит из гиф 3—4 мкм толщ., густосептированных, переплетающихся между собой, и почти незаметно переходящий в самый верхний слой, образованный рыхло расположенными, переплетающимися гифами, закрученными на концах, по цвету и размеру не отличающимися от гиф предыдущего слоя. Кортекс отсутствует. Пока перитеции только формируются, гифы верхнего слоя расположены очень плотно, но при их созревании слой становится рыхлым и перитеции легко выступают наверх, оставаясь в стромах только основанием, около $\frac{1}{4}$ части высоты перитеция. Перитеции янтарно-желтые, яркие, немного восковидные, при созревании темнеют и становятся коричневато-красными, конусовидные или ампуловидные, 400—430 $\times$ 180—195 мкм, слегка опущены у основания и на самой верхушке, расположены прямо. Аски цилиндрические, 250—300 $\times$ 4—6 мкм, к основанию суживающиеся в ровную ножку и расширяющиеся на вершине в полушаровидную головку 5 мкм выс. Аскоспоры почти такой же длины, как аски, нитевидные, 1—1,5 мкм толщ., с многочисленными перегородками, при созревании распадаются на отдельные клетки 6—8 мкм дл.

Анаморфа — *Paecilomyces erotyli*.

Paecilomyces erotyli (Petch) Kobayasi (рис. 52), Journ. Jap. Bot., 1979, 54, 9 : 264.

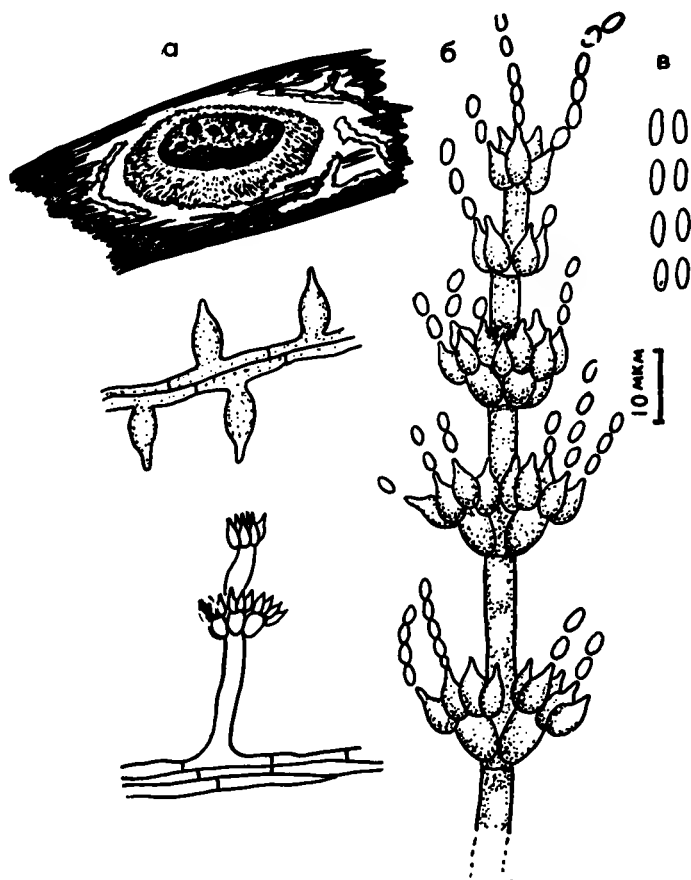


Рис. 52. *Puccinia erotyli*:

a — внешний вид пораженной куколки ($\times 1$); б — конидиеносцы ($\times 720$);
 в — конидии ($\times 720$).

Сын.: *Spicaria erotyli* Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1937, 21 : 42.
 Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 170.

Мицелий обволакивает куколку почти сплошным паутинистым налетом и на несколько (до двух) сантиметров окружает ее на том участке древесины, где она прикреплена, сначала белый, потом коричневый и становится плохо заметным. Гифы тонкостенные, разветвленные, светло-коричневые, 3—4 мкм шир. Конидиеносцы одиночные или скученные и образуют дерновинки до 1,5 мм шир., расположены прямо на гифах или их ответвлениях, бесцветные, 130×6 мкм. Фиакиды бутылчатые, $6-14 \times 2-2,5$ мкм. Конидии цилиндрические, с закругленными концами, $3-5 \times 1-1,5$ мкм.

На имаго, куколках и личинках жуков, обитающих в валежной древесине лиственных пород (*Cryptophagus* sp. и др., *Coleoptera*). В дубравах и смешанных лесах, на вершинах небольших сопок или равнинах, в июле, августе.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край), БССР (заповедник «Беловежская пуща»).

Общее распространение: Южная Америка, Восточная Индия.

Примечание. После описания этого вида Т. Петчем еще в 1937 г. он нигде не был обнаружен. У нас в Приморье была отмечена дважды телеоморфа и один раз анаморфа. Долго вызывало сомнение его определение, но сравнение всех имеющихся видов дает возможность считать его именно этим, так как для него характерен ряд хорошо отличительных признаков: размер и цвет стром, а также местообитание. Т. Петч указывает, что аскоспории не распадаются на отдельные клетки, но это, очевидно, объясняется их незрелостью.

Анаморфа была собрана нами отдельно, в валежной древесине, как в *S. erotyli*.

Считаем, что вполне можно согласиться с автором этих видов и предположением о взаимной их связи. Р. Самсон (Samson, 1974) сомневается в самостоятельности *Spicaria erotyli* и предполагает ее идентичность с *Akanthomyces pistillariaeformis* (Pab.) Samson et Evans. Однако мы разделяем его мнение относительно родовой принадлежности этого гриба, но ни в коем случае не видовой. При ревизии кордицепсов И. Кобаяши пришел к выводу, что *Spicaria erotyli* является типичным представителем рода *Paccilomyces* (Kobayasi, 1979), в результате чего он и предложил новую комбинацию — *P. erotyli*. Скорее всего, необходимы более детальные исследования для выяснения систематического положения этого вида. Мы соглашаемся с И. Кобаяши и признаем его точку зрения на анаморфу *S. erotyli*.

C. flavo-brunnescens P. Henn. (рис. 53), Warburg Monsunia, 1900, 1 : 164. Saccardo, Syll. Fung., 1902, 16 : 612; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 107; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 107, рис. 85.

Сyn.: *Cordyceps coccinea* Penz. et Sacc. subsp. subochracea Penz. et Sacc. Malpigia, 1901, 15 : 231; Icon. Fung. Jav., 1904 : 59; v. Hoehnel, Stzb. k. Akad. Wies. Wien, 1909, 118 : 304.

Мицелий на поверхности пораженного насекомого распространяется только у основания стром, войлочный, желто-рыжий. Гифы тонкостенные, ветвящиеся, с гранулированным содержимым, 4—5 мкм толщ. Внутри полость насекомого превращена в склероций, клетки его полушаровидные, 30—35 мкм шир., образуют псевдопаренхиматозную ткань, белые или кремоватые. Стромы мясистые, многочисленные, выходят группами по три-четыре между сегментами на концах пораженной куколки, булавовидные, бледно-желто-коричневые, простые, прямые или слегка изогнутые, 10—60 мм выс. Плодущая часть верхушечная, удлиненно-цилиндрическая или булавовидная, 5—15 мм дл., 2—2,5 мм толщ., с закругленной верхушкой, бледно-желто-коричневая, шероховатая от выступающих устьиц перитециев. Ножка тоньше плодущей части, 1—1,5 мм толщ., по окраске не отличается, гладкая, сначала выполиненная, при старении становится сплюснутой и кожистой. Центральная часть стромы состоит из бесцветных продольных параллельных гиф 3—4 мкм толщ. Последующий слой плодущей части образован более толстыми гифами (5—6 мкм), переплетающимися и слегка разветвляющимися, желтоватого цвета. Самый верхний слой плодущей части состоит из свободно переплетающихся гиф с закругленными

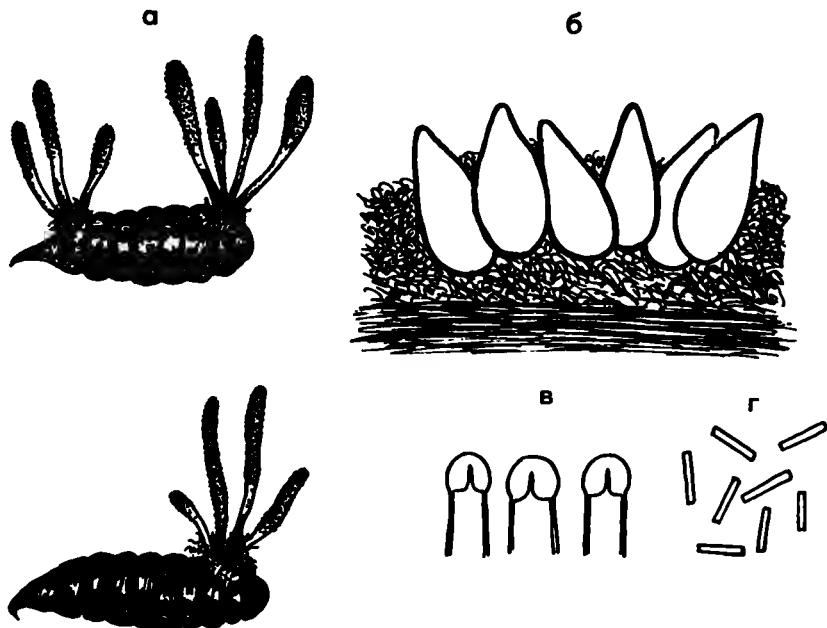


Рис. 53. *Cordyceps flavo-brunnescens*:

а — внешний вид стром (×1); б — продольный срез через перитеции (×50); в — головки асков (×660); г — отдельные клетки аскоспор (×1100).

концами, кремоватых или желто-рыжеватых, образующих рыхлый слой, в который погружены перитеции; кортекс почти не выражен. Ножка отличается только самым поверхностным слоем, в котором гифы переулетаются, но не имеют свободных окончаний и поэтому не образуют рыхлой ткани. Перитеции скученные, сначала погруженные, при созревании выступают на поверхность и погружены только наполовину, прямые, конусовидные, $400-500 \times 120-160$ мкм, коричневатые, со стенкой до 35 мкм толщ. Аски цилиндрические, $150-165 \times 6,5-9$ мкм, сужающиеся к основанию и расширяющиеся на вершине в шаровидную головку до 5,5 мкм выс., 8-споровые. Аскоспоры нитевидные, $145-160 \times 1,5-2$ мкм с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные цилиндрические клетки 10—11 мкм дл.

На куколках чешуекрылых, преимущественно бражников (Lepidoptera, Sphingidae), в долинных лесах, среди опавших листьев, в августе.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Индонезия (о-в Ява).

Примечание. Вид известен только в одном районе, у нас в стране распространен лишь в Приморье, но его можно считать часто встречающимся. На представителях семейства Sphingidae его находят так же часто, как и *C. tuberculata*. Морфологически он отличается от последнего очень отчетливо, а кроме того, стромы появляются только в августе, особенно во влажных местах.

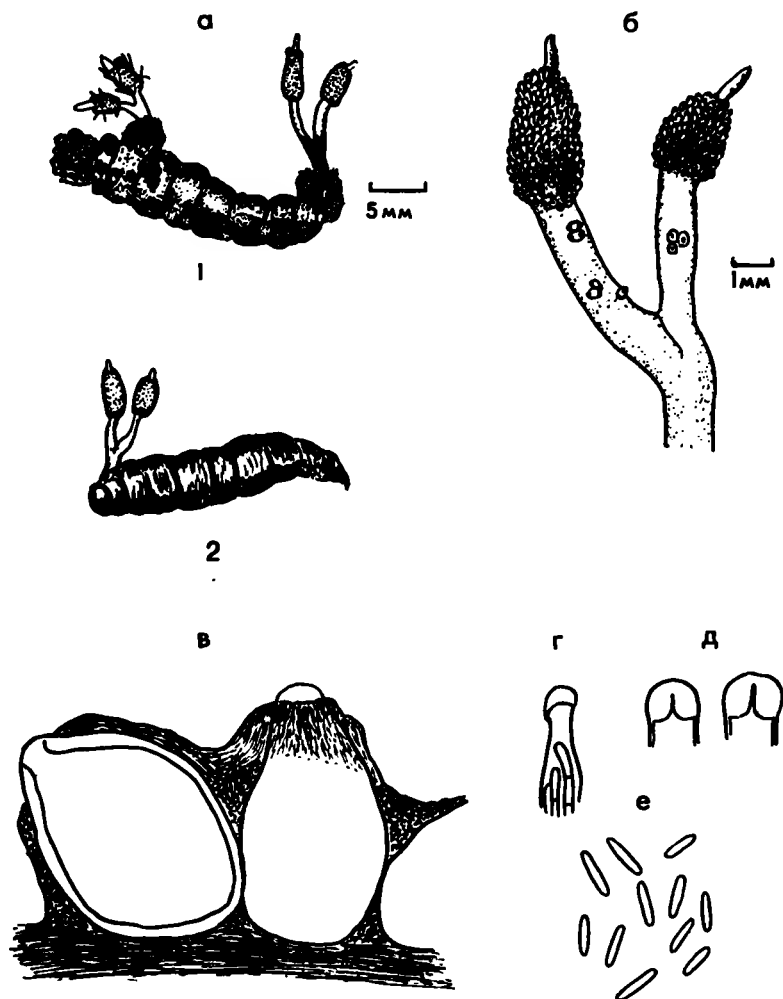


Рис. 54. *C. gemella*:

а — внешний вид стром: 1 — по Moureau, 1949, 2 — ориг. ($\times 1$); б — плодущая часть стромы; б' — продольный срез через перитеции; б'' — аска (б'-2 — по Moureau, 1949); б''' — головки асков ($\times 1400$), е — отдельные клетки аскоспор ($\times 1400$).

C. gemella Moureau (рис. 54), Lejeunia, 1961, 15 : 6.

Syn.: *Cordyceps furcata* J. Moureau, *Cordyceps du Congo Belge*, 1949 : 24, fig. 9, pl. 1, 4; Коваль, Нов. сист. низш. раст., 1977, 14 : 85, рис. 3.

Мицелий погруженный, пронизывает внутренние полости насекомого. Гифы до 3—3,5 мкм толщ., с многочисленными перегородками. Стромы булабовидные, многочисленные, до 1,5 см выс., сросшиеся у основания и разветвляющиеся. Плодущая часть верхушечная, со стерильным кончиком, булабовидная, сначала желтоватая, позже рыжеющая и становящаяся рыжевато-коричневой,

3—5 мм выс. и 2—3 мм толщ. Стерильный кончик 1,5—2 мм выс. и 0,5—1 мм толщ., сначала белый, при высыхании бурый. Ножка цилиндрическая, ровная, голая, темнее стромы и становящаяся рыжевато-коричневой при высыхании. Перитеции скученные, при созревании несколько выступающие на поверхность, коричневатые, яйцевидные, 390—560 × 250—370 мкм, обычно 450 × 290 мкм. Аски цилиндрические, 330—530 × 8—10 мкм, обычно 370 × 8—10 мкм. Аскоспоры нитевидные, 290—500 × 1,75—2,5 мкм, распадаются на многочисленные, цилиндрические, с закругленными концами клетки 6,5—9 мкм дл.

На личинках жуков (Coleoptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Африка (Бельгийское Конго).

Примечание. Вид довольно редкий, но хорошо отличающийся от остальных из этой секции.

C. gracilioides Y. Kobayasi (рис. 55), Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 140, fig. p. 142. Moureau, Lejeunea, 1962, 14 : 20. Syn.: *Cordyceps menesteridis* Muell. et Berk., Berk, Gard. Chron., 1878, 2, 10 : 791, fig. 130; *Cordyceps entomorrhiza* Lk. var. *menesteridis* (Muell. et Berk.) Cooke, Veg. Wasps, 1892 : 169, fig. 34; *Cordyceps entomorrhiza* Fr. sensu Moeller, Phyco. u. Asco., 1901 : 229, pl. 7, fig. 101, a, b, c.

Мицелий на поверхности незаметен, внутри полости личинки насекомого — разветвленный, белый. Гифы тонкостенные, 1,4—2,5 мкм шир. Строма выходит из передних или средних сегментов личинки насекомого, одиночная, мясистая, до 14 см выс., хорошо дифференцирована на плодущую часть и ножку. Плодущая часть верхушечная, шаровидная или почти яйцевидная, 5—5,5 мкм шир., бледно-рыжая или охристая, при высыхании становится восковидной, блестящей, липкой. Гифы перидия расположены в ряд, бесцветные, с гранулированным содержимым, 2—2,8 мкм шир. Клетки верхнего слоя перидия 12—16 мкм дл., внутри слоя утолщающиеся и образующие сердцевину. На поверхности перидия отчетливо видны очертания перитециев, которые создают впечатление бугристости. Ножка цилиндрическая, простая, 4—9 см дл., 2,5—3 мм толщ., кверху сужающаяся, полая, прямая или изогнутая, гладкая, бороздчатая, веревчатая, белая, охристая или бледно-красноватая, у основания покрыта белыми ризоморфами мицелия. Состоит из нескольких слоев: внутреннего, плотного (гифы его бесцветные, 2,5—3 мкм шир., тонкостенные, с каплями масла) и наружного — не такого уплотненного (гифы его до 6,5 мкм шир.). Перитеции прямые, погруженные, выступающие только устьицами, удлинено-ампуловидные, 830—900 × 200—280 мкм, с охристыми стенками до 20 мкм толщ. Аски цилиндрические, 600—700 × 6—6,5 мкм, с шаровидной или удлиненной головкой 6—6,5 мкм шир. и 6,5—7 мкм дл. Отдельные клетки аскоспор цилиндрические, на концах усеченные, реже в середине утолщенные, 6,3—8,5 × 1,2—1,5 мкм. Часто встречается вместе с анаморфой.

Анаморфа — *Isaria gracilioides*.

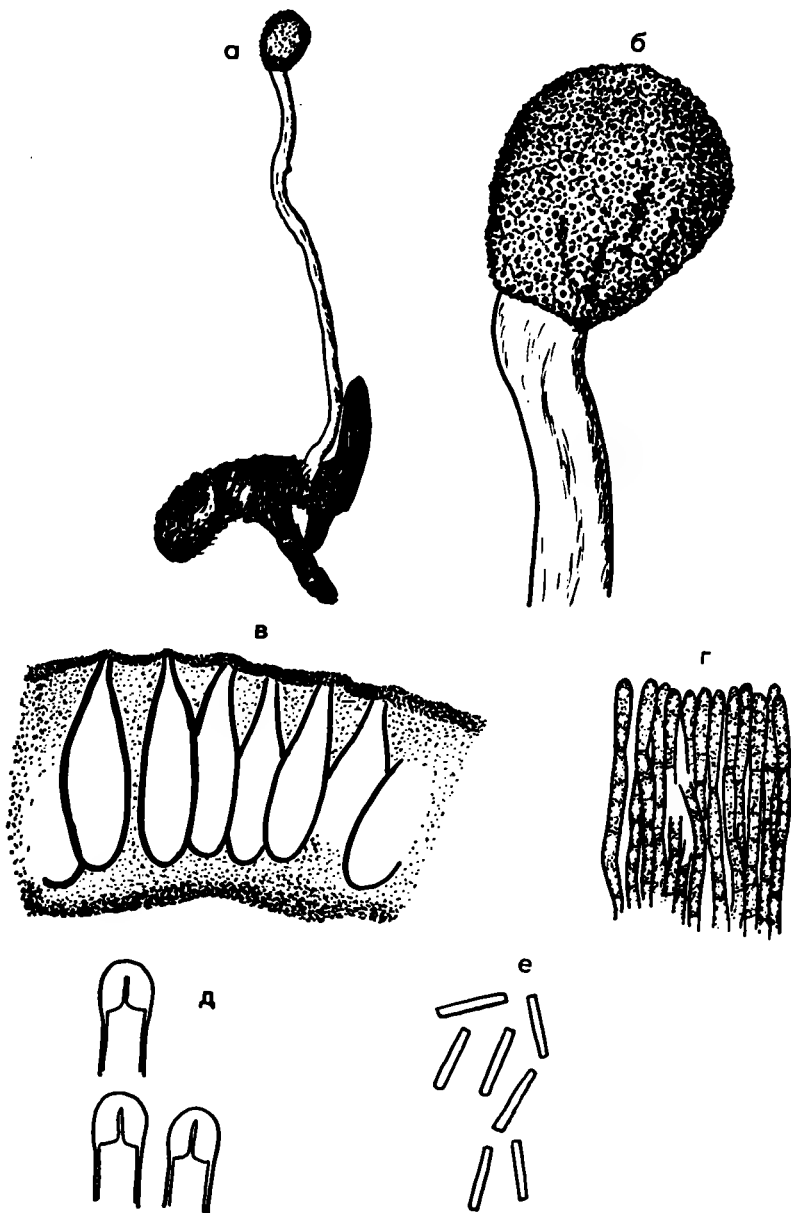


Рис. 55. *Cordyceps gracilioides* (по Kobayasi, 1941):

а — внешний вид стромы ($\times 1,5$); б — плодущая часть стромы ($\times 8$); в — продольный срез через перитеции ($\times 35$); г — перидий плодущей части ($\times 720$); д — головки асков ($\times 1120$); е — отдельные клетки аскоспор ($\times 1120$).

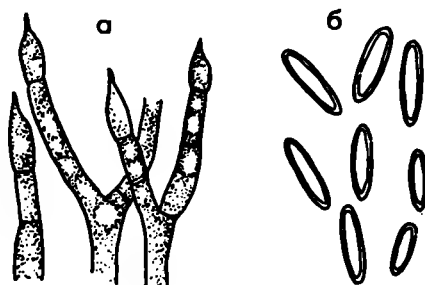


Рис. 56. *Isaria gracilioides* (по Kobayasi, 1941):

а — апикальная часть плодущей гифы, образующей фиалиды ($\times 1100$); б — конидии ($\times 1100$).

Isaria gracilioides Y. Kobayasi (рис. 56), Sc. Rep. Tokyo, 1941: 231, fig. p. 233.

Коремни скученные, выступают из трещин между сегментами насекомого, простые, нитевидные, стелющиеся или прямые, нежные, ломкие, белые, 3—8 мм выс. и 0,2 мм толщ., к вершине еще больше утончающиеся, вальковатые, состоят из нескольких слоев: внутреннего (из гиф 3—4 мкм толщ., тонкостенных, малосептированных, с гранулированным содержанием, бесцветных) и внешнего

(из скученных фиалид, которые при обильном конидиеобразовании создают вместе с конидиями мучнистый налет). Фиалиды акролеврогенные, одиночные, на верхушке с одной конидией. Конидии веретеновидные или удлинено-цилиндрические, у основания заостренные, бесцветные, $7-10 \times 2,5-2,8$ мкм.

На личинках коssid (Coleoptera, Cossidae).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Япония, Бразилия.

П р и м е ч а н и е. Этот вид очень близок к *C. gracilis* (Grev.) Mont. et Dur. Некоторые исследователи высказывают сомнение по поводу его самостоятельности и предлагают считать его синонимом *C. gracilis* (Moureaux, 1962). Нам кажется это не совсем обоснованным, поскольку автор вида приводит в качестве доказательства признаки, которые могут быть критерием для выделения вида. Считаем необходимым привести сравнительную таблицу, составленную И. Кобаяши, поскольку *C. gracilioides* обнаружен только однажды, а *C. gracilis* — очень близкий к нему — довольно распространен (табл. 5).

Таблица 5. Сравнение отличительных признаков *C. gracilis* и *C. gracilioides*.

Отличительные признаки	<i>C. gracilis</i>	<i>C. gracilioides</i>
Насекомое-хозяин	Личинки Lepidoptera	Личинки Coleoptera
Высота стром	До 4 см	4—9 см
Цвет плодущей части	Темно-красно-коричневая	Бледно-рыжая или желтоватая
Перитеций	600×250 мкм	$830-900 \times 200-280$ мкм
Членики аскоспор	$5-9 \times 1,5-2$ мкм	$6,3-8,5 \times 1,2-1,5$ мкм
Коремни	Белые или желтые	Чисто белые
Конидии	$4-6 \times 1$ мкм	$7-10 \times 2,5-2,8$ мкм

C. gracilis (Grev.) Mont. et Dur. (рис. 57), Flora Algerie Cryptogam., 1846 : 449, pl. 25, fig. 2. Montagne, Syll. Gen. Spec. Cryptogam., 1856 : 201; Saccardo, Michelia, 1879, 1 : 1 : 320; Syll. Fung., 1883, 2 : 566; Lloyd, Myc. Writ., 1915, 4 : 10, fig. 623—625, 1920, 6 : 916, pl. 144, fig. 1638, 1924, 7 : 1308, pl. 310, fig. 2942; 1925, 7 : 1350; Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1932, 17, 1 : 173; 1938,

21, 2 : 297. Teng. Contr. Biol. Lab. Sc. Sor. China, 1932, 8 : 8; Sinensia, 1934, 4 : 291. Mains, Trans. Am. Phil. Soc., 1939, 25 : 81; Mycologia, 1958, 50, 2, 213, fig. Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 143; fig., Journ. Jap. Bot., 1980, 55, 3 : 86, fig. 2; Favre, Schweiz, Zeitschr. fur Pilzkunde, 1942, 2 : 18; Moureau, Lejeunia, 1962, 14 : 8, fig. 3; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 113.

Syn.: *Xylaria gracilis* Grev., Scottish cryptogamic flora, 1824 : 2; *Sphaeria entomorrhiza* Dickson sensu Berk., Eng., Flora, 1836, 5, 2 : 232; *Cordyceps gracilis* Berk., Journ. Proceed. Linn. Soc., 1857, 1 : 157; *Cordyceps entomorrhiza* (Dickson) LK sensu Bern., Outlines Brit. Fung., 1860 : 382, pl. 23, fig. 5; Masee, Ann. Bot., 1895, 9 : 25; Seaver, North Amer. Fl., 1910, 3, 1 : 51; Mycologia, 1931, 3 : 212; *Torrubia entomorrhiza* (Dickson) Tul., Sel. Fung. Carp., 1861, 1 : 63, 1865, 3 : 13, pl. 1, fig. 12—18. Cooke, Handbk., Brit. Fung., 1871 : 769, fig. 367; *Cordyceps mawleyi* Westwood, Gard. Chron., 1891, 9 : 553, fig. 115; *Cordyceps entomorrhiza* (Dickson) Link var. *gracilis* Cooke, Veg. Wasps, 1892 : 167.

Строма одиночная, простая, прямая или изогнутая, часто у основания и вокруг него на самом насекомом окружена желтым плотным мицелием, 1,5—9 мм выс. Плодущая часть верхушечная, шаровидная, эллиптическая или яйцевидная, 2—5 × 2—4 мм темно-красная (цвета красного дерева) разных оттенков до охристой, коричневой или темно-коричневой с темными точечками отверстий перитециев. Ножка цилиндрическая, 0,8—2 мм толщ., желтого цвета различных оттенков — от темно-хромового до соломенно-желтого, состоит из плотных сплетенных гиф, иногда при высыхании с желобками. Перитеции удлинненно-яйцевидные до конических, 560—840 × 200—360 мкм, расположены прямо, скученные, погруженные глубоко и при созревании выступающие только отверстиями, которые проходят через кортекс, состоящий из коричневой псевдопаренхимы и верхнего палисадного слоя, образуемого бесцветными или коричневатыми гифами 20—40 мкм толщ. Аски цилиндрические, 40—540 × 4—6 мкм, с шаровидной головкой 4—6 мкм выс., 8-споровые. Аскоспоры нитевидные, 1—1,5 мкм шир., по длине почти равные аскам, с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные клетки 6—8—(12) × 1—1,5 мкм.

Анаморфа — *Isaria dubia*.

Isaria dubia Delacr. Цит. по Kobayasi, 1941.

Налет белый, муцистый, порошащий. Коремии многочисленные, белые, кремоватые, с розовым или желтым оттенком, до 2 мм выс. Конидии удлинненно-веретеновидные, 4—6 × 1 мкм.

На личинках и куколках чешуекрылых (Lepidoptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Костромская обл., Приморский край), БССР (заповедник «Беловежская пуща»), ЭССР (Вийтаский заказник).

Общее распространение: Европа (Англия, ГДР, ФРГ, Швеция, Чехословакия), Северная, Центральная и Южная Америка, Китай, Африка (Алжир, Конго).

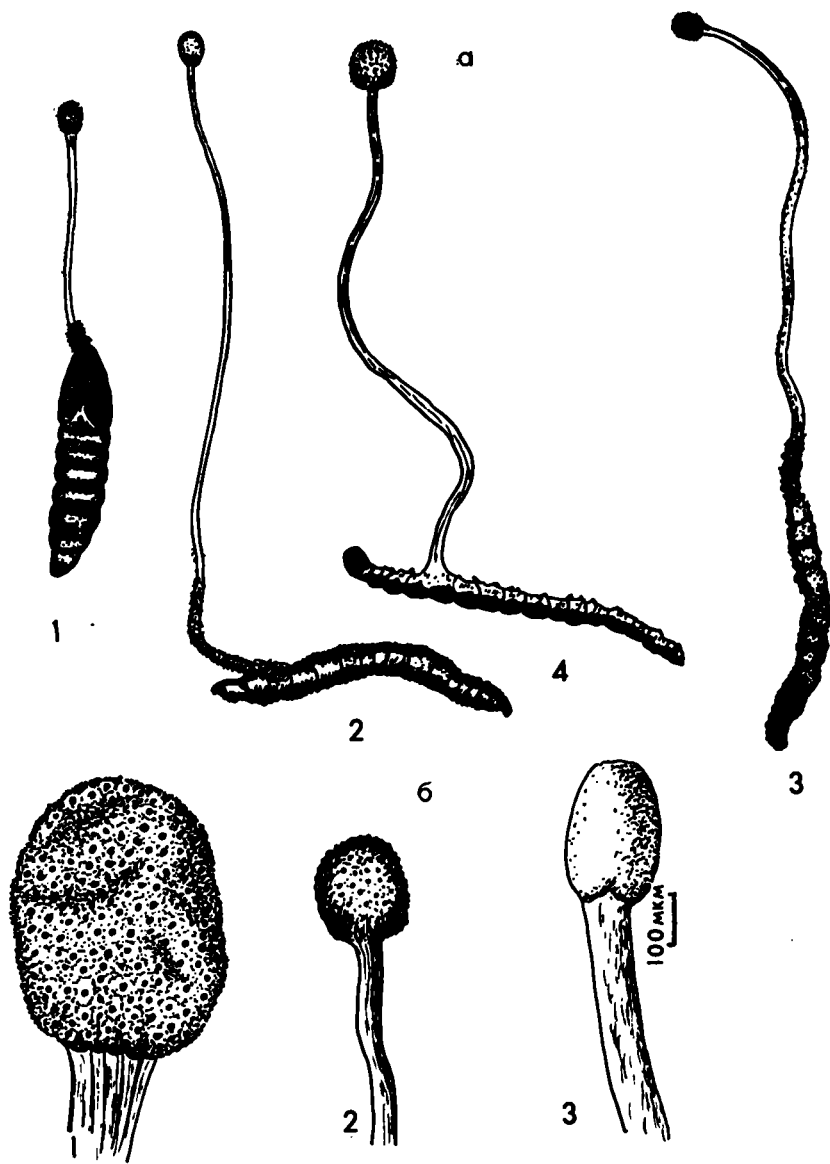
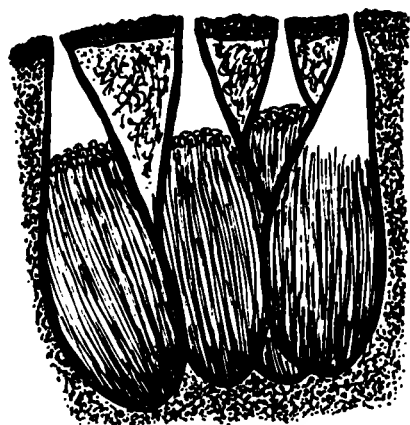


Рис. 57. *Cordyceps gracilis*:

а — внешний вид стром: 1 — на куколках чешуекрылых, ориг. ($\times 1$), 2 — на личинке жесткокрылых, ориг. ($\times 1$), 3 — на личинке чешуекрылых, по Mains, 1939 ($\times 1,5$), 4 — по Mougeau, 1962; б — плодущая часть стромы: 1 — по Mains, 1958 ($\times 10$), 2 — по Mougeau, 1961, 3 — по Kobayasi, 1980 ($\times 2,3$); в — продольный срез через перитеции: 1 — ориг. ($\times 70$), 2 — по Mougeau, 1961, 3 — по Kobayasi, 1980; г — фрагменты аски, по Mougeau, 1961; д — головки асков: 1 — ориг. ($\times 1400$), 2 — по Kobayasi, 1980; е — отдельные клетки аскоспор: 1 — ориг. ($\times 1400$), 2 — по Kobayasi, 1980; ж — внутренний слой ткани ножки; з — перидий плодущей части (ж, з — по Kobayasi, 1980).

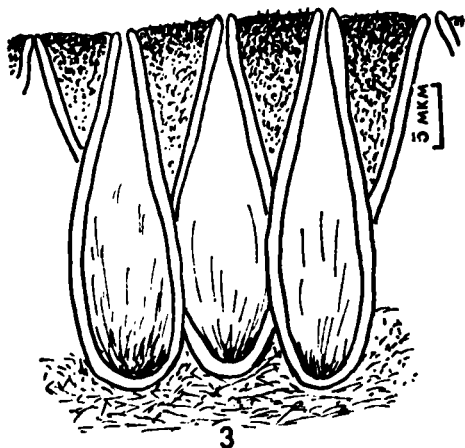


1

В



2

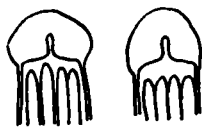


3

Д

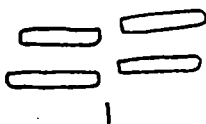


1



2

Е

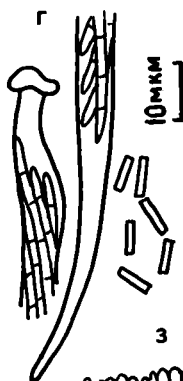


1

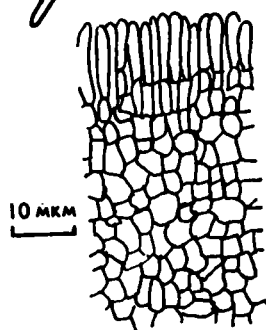


2

Г



3



10 мкм

Ж



П р и м е ч а н и е. Поскольку это один из распространенных во всем мире видов, его описывали под разными названиями и синонимика его чрезвычайно запутана. До сих пор нет единого мнения об объеме этого вида и критериях отличия его от близких видов. Мы приводим его в понимании И. Кобаяши (Kobayasi, 1941), поскольку оно наиболее аргументировано.

Cordyceps gracilis отличается от близкого к нему вида *C. entomorrhiza* цветом и расположением перитециев, которые погружены глубоко и выступают только отверстиями. Ж. Моро приводит такие критерии их отличия: форма перитециев, строение кутикулы (Mougeau, 1982). Спорным остается вопрос о приуроченности этих видов к чешуекрылым или жесткокрылым. И. Кобаяши отмечает его только на чешуекрылых, а Э. Мейнс (Mains, 1958) и Ж. Моро (Mougeau, 1962) и на жесткокрылых. И. Кобаяши считает их похожими внешне, но в систематическом отношении относит к разным подсекциям секции *Cystocarpion*: *C. gracilis* — к подсекции *Eucystocarpion*, а *C. entomorrhiza* — к *Entomorrhiza*, выделяя их на основании строения ножки, которая у *C. entomorrhiza* характерного маразмозидного строения при подсыхании (Kobayasi, 1941). Однако Э. Мейнс (Mains, 1958) и Ж. Моро (Mougeau, 1962) это разделение не признают и не акцентируют внимания на строении ножки, хотя она действительно отличается у *C. entomorrhiza*.

Необходимо отметить также, что для этих видов описаны разные анаморфы; уверенность в соответствии их именно этим видам, пока нет.

Isaria dubia Delacr. в СССР не была найдена, поэтому описание приводим по диагнозу автора. Т. Петч (Petch, 1933) и Ж. Фавр (Favre, 1942) указывают на ее местонахождение в Европе, но в Северной Америке она не обнаружена (Mains, 1958). Очевидно, требуется более тщательное изучение и выяснение трактовки и объема вида. Размеры конидий по данным разных авторов различны: $5-9 \times 1-1,5$ мкм (Petch, 1933) и $3,5-7 \times 1,3-2$ мкм (Favre, 1942).

И. Кобаяши отмечает, что в Японии этот вид довольно редок, но несколько раз был найден с конидиальными споронотевиями типа *Stilbum* (Kobayasi, 1980). Возможно, что это не анаморфа, а гиперпаразит.

И. Кобаяши (Kobayasi, 1941) считает, что *C. gracilis* Dur. et Mont. sensu Petch является синонимом *C. sobolifera* (Hill.) Berk et Broome, однако в более поздних его работах этот синоним не приводится (Kobayasi, 1979, 1980). Не совсем понятно также, почему в этих же работах для *C. gracilis* названы авторы Dugieu et Montagne, тогда как по правилам Международного кодекса ботанической номенклатуры (Джеффри, 1980) следует писать так, как принято нами.

***C. kobayasii* Koval comb. nov. (рис. 58).**

Syn.: *Cordyceps sinclairii* Y. Kobayasi, Journ. Jap. Bot., 1949, 24, 1—12: 176, fig. 1.

Мицелий бледно-охристый, войлочный, пленчатый, покрывает почти полностью пораженное насекомое. Гифы тонкостенные, почти неразветвленные, густосептированные, 3—4 мкм толщ. Стромы многочисленные, скученные, по пять — восемь, почти сросшиеся у основания, выходят только из головки пораженного насекомого, 2—2,5 см выс., 1,2—2,3 мм толщ., цилиндрические, с заостренным кончиком, очень характерно серповидно изогнутые, охристые. Плодущая часть верхушечная, до 2,3 мм толщ., различных охристых оттенков в зависимости от состояния зрелости, с темно-коричневыми точками выступающих устьиц перитециев. Ножка одноцветная с плодущей частью, по заметно тоньше ее, до 1 мм толщ., при высыхании становится продольно-морщинистой, у основания опушенная. Перитеции прямые, яйцевидные, $270-330 \times 180-195$ мкм, глубокопогруженные, с хорошо дифференцированными стенками до 30 мкм толщ. Гифы верхнего слоя плодущей части плотно переплетаются, образуя кортекс до 1 мм толщ. Аски цилиндрические, $150-200 \times 8-13$ мкм, к основанию вытянуты в слегка загнутую ножку

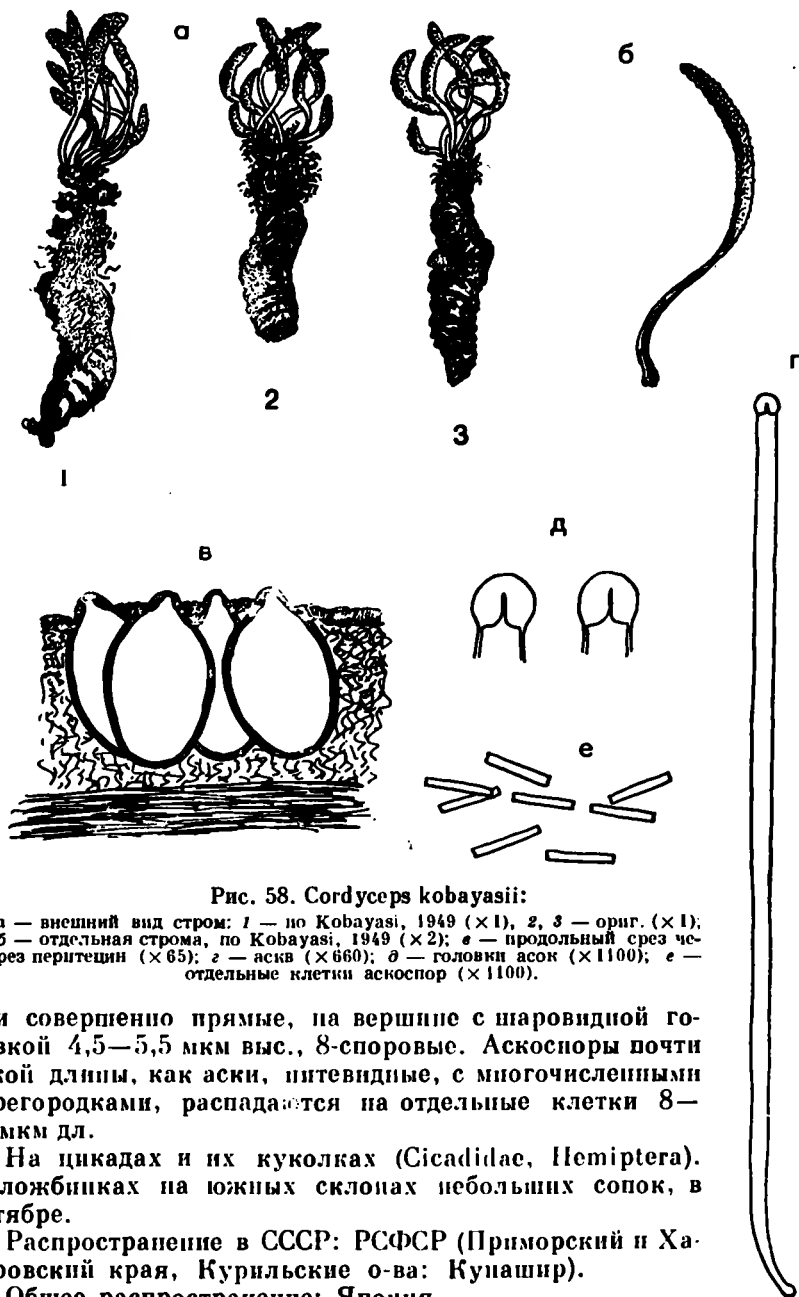


Рис. 58. *Cordyceps kobayashii*:

а — внешний вид стром: 1 — по Kobayasi, 1949 ($\times 1$), 2, 3 — ориг. ($\times 1$); б — отдельная строма, по Kobayasi, 1949 ($\times 2$); в — продольный срез через перитеции ($\times 65$); г — аска ($\times 660$); д — головки асков ($\times 1100$); е — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$).

или совершенно прямые, на вершине с шаровидной головкой 4,5—5,5 мкм выс., 8-споровые. Аскоспоры почти такой длины, как аски, пилевидные, с многочисленными перегородками, распадается на отдельные клетки 8—10 мкм дл.

На цикадах и их куколках (Cicadidae, Hemiptera). В ложбинках на южных склонах небольших сопок, в октябре.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский и Хабаровский края, Курильские о-ва: Кунашир).

Общее распространение: Япония.

Примечание. Этот вид довольно редкий, но хорошо отличающийся по внешним признакам, особенно серповидно изогнутой стромой, а также охристой окраской. Однако объем его не совсем ясен.

Следует обратить внимание на то, что вид был описан как *Cordyceps sinclairii* Y. Kobayasi в 1949 г., уже восемь лет спустя после выхода его монографии (Kobayasi, 1941), в которой *Cordyceps sinclairii* (Berk.) Sacc. отнесен к сомнительным видам и включен в список исключаемых видов (Kobayasi, 1941, с. 199). Поскольку *Isaria sinclairii* (Berk.) Lloyd рассматривалась предыдущими исследователями в связи с *C. sinclairii*, то и она автоматически как синоним последнего должна считаться также сомнительным видом. Однако И. Кобаяши (Kobayasi, 1949) обнаружил описываемый им вид *Cordyceps* совместно с конидиальными споронотениями, которые он определил как *Isaria sinclairii* (Berk.) Lloyd, и, очевидно, это послужило причиной названия вида предполагаемой телеоморфы ее. Р. Самсон (R. Samson, 1974) после реанализа многих видов рода *Isaria*, в том числе и *I. sinclairii*, относит ее к синонимам *Paecilomyces cicadae* (Miquel) Samson. Это окончательно запутывает понимание *C. sinclairii*. Нами обнаружен вид, именуемый И. Кобаяши *C. sinclairii*, трижды, но только в асковой стадии, без всякой связи с конидиальными споронотениями. Поэтому мы считаем возможным дать виду другое название, в честь И. Кобаяши, который допустил ошибку при его описании. В авторском диагнозе указывается, что аски и аскоспоры в обнаруженных образцах еще не созрели. Мы собирали образцы в августе и сентябре, с хорошо развитыми асками и созревшими аскоспорами. Сам И. Кобаяши относил вид к *Eucordyceps*, *Cystocarpus*, *Eucystocarpus*, и мы полностью разделяем это мнение, дополнив диагноз размерами асков и аскоспор. В списке кордицепсов Новой Гвинеи приводится *Isaria sinclairii* с указанием, что это анаморфа *C. sinclairii* (Kobayasi, Shimizu, 1976). Приводим ее описание в понимании И. Кобаяши.

Isaria sinclairii (Berk.) Lloyd, Myc. Writ., 1923, 7 : 1179, fig. 2369, p. 1197, f. 2447. Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 242, fig. p. 243; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 202, рис. 156; Kobayasi, Shimizu, Bull. Natn. Sci. Mus., 1976, 2, 4 : 151, fig. 31, b.

Syn.: *Sphaeria sinclairii* Berk. in Hooker, Fl. New Zealand, 1855, 2, 338; *Isaria arbuscula* Hariot, I. amorphia Hochnel, I. hariotii Arnaud, I. cosmopsaltriae Yasuda, цит. по Kobayasi, Shimizu, 1976.

Мицелий матово-белый. Коремни — цилиндрические, бледно-желтые. Плодущая часть терминальная, бледно-желтая. Фиакиды шаровидные или полшаровидные, 2,5—3 мкм в диам., на коротких конидиеносных образованиях гиф. Конидии коротко-веретеновидные, бесцветные, 6—7 × 2—2,5 мкм, не в цепочках.

На нимфах цикад (Homoptera).

Общее распространение: Новая Зеландия, Новая Гвинея, Мексика, о-ва Мадагаскар, Шри-Ланка, Ява, Китай, Япония.

C. lacroixii Har. et Pat. (рис. 59), Bull. Soc. Myc. Fr., 1904, 20, 62 : 65. Saccardo, Syll. Fung., 1905, 17 : 826; Hara, Botany and Zoology, 1937, 5, 9 : 1743; Hino, Journ. Jap. Bot., 1938, 14 : 65; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 125; Journ. Jap. Bot., 1979, 54, 5 : 146, fig. 1; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 93.

Syn.: *Cordyceps gunnii* (Berk.) Sacc. sensu Lloyd, Myc. Writ., 1916, 4 : 568.

Мицелий на поверхности заметен только у основания стром, кремоватый, войлочный. Гифы сильно ветвящиеся, топкостенные, 4—6 мкм толщ. Внутри полость куколки мумифицирована, клетки склероциальной ткани эллиптические или сплюснуто-шаровидные, до 35 мкм в диам., с утолщенными оболочками до 4 мкм толщ., бесцветные, с гранулированным содержимым.

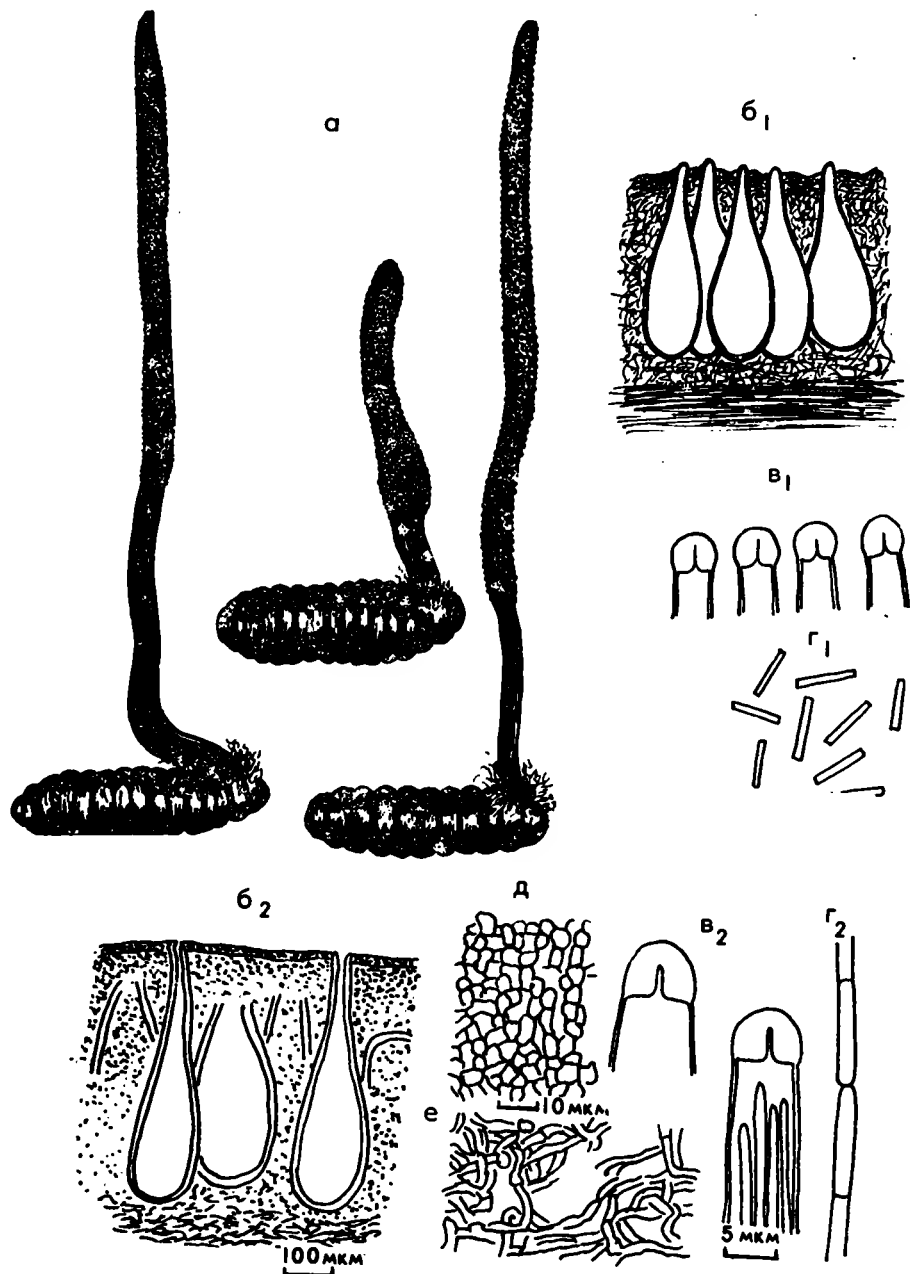


Рис. 59. *Cordyceps lacroixii*:

а — внешний вид стром ($\times 1$), б — продольный срез через перитеции: 1 — ориг. ($\times 40$), 2 — по Kobayasi, 1979; в — головки асков: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, 1979; г — отдельные клетки аскоспор: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, 1979; д — перидий плодущей части; е — срез через срединную ткань (д—е — по Kobayasi, 1979).

Строма одиночная, до 20 см дл. (обычно 8—10 см) и до 4 мм шир., прямая, ровная, простая, жесткая, бурая, при высыхании выходит из переднего конца куколки, темнеющая. Плодущая часть цилиндрическая, плотная, гладкая или слегка шероховатая от выступающих устьиц перитециев, на вершукке притупленная, но все же к вершине несколько сужающаяся. Ножка иногда такой же толщины, как плодущая часть, обычно на 1—1,5 мм уже, сравнительно короткая, до 5 см (обычно 2—3,5 см), одноцветная с плодущей частью, но более жесткая, гладкая, при высыхании продольноморщинистая. Центральная часть стромы состоит из продольных, параллельных, плотно сросшихся гиф 4—5 мкм толщ., слабосептированных. Последующий слой составляют гифы 6—7 мкм толщ., неправильно переплетающиеся, септированные более густо. Самый верхний слой плодущей части составлен сильно переплетающимися светло-коричневыми гифами 7—8 мкм толщ., свободные концы которых оканчиваются небольшими завитками, кортекс отсутствует. Гифы самого верхнего слоя ножки располагаются почти параллельно, очень плотно сросшиеся, коричневые. Перитеции скученные, прямые, погруженные и только при созревании выступают лишь устьицами, ампуловидные, $300\text{--}350 \times 100\text{--}170$ мкм. Аски цилиндрические, $250\text{--}300 \times 5\text{--}7$ мкм, к вершине расширяются в шаровидную головку 5—6 мкм выс., к основанию сужаются в небольшую ножку. Аскоспоры нитевидные, $200\text{--}250 \times 1\text{--}1,5$ мкм, распадаются на отдельные цилиндрические клетки 8—10 мкм дл.

На личинках чешуекрылых (Lepidoptera), в долинных лесах, ямках и ложбинах, среди перепревших листьев, в июле — августе. Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Япония.

Примечание. Вид очень близкий к *C. hugelii* Corda и *C. larvarum* (Westwood) Olliff, от которых отличается тем, что перитеции у него глубокопогруженные, а не поверхностные. От *C. hugelii* отличается еще окраской и консистенцией стромы.

C. lascoixii был описан в Японии, и все местонахождения его известны пока только из разнх ее районов. У нас в стране обнаружен в Приморье только в районах вдоль побережья. Встречается довольно часто, выделяется мощностью и размерами.

C. manshurica Koval (рис. 60), Бот. мат. отд. спор. раст., 1061 : 161, рис. 3. Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 110, рис. 86.

Мицелий светло-кремовый, пронизывает куколку, которая впоследствии становится мумифицированной. Гифы слабосептированные, тонкостенные, 4—5 мкм. Строма выходит из переднего конца куколки, одиночная, цилиндрическая, 80 мм дл., 3 мм толщ., прямая или неправильно изогнутая, скрученная, красно-оранжевая. Кончик заостренный, загнутый с той стороны, где размещаются перитеции, стерильный, 12 мм дл., оранжевый, яркий. Плодущая часть интеркалярная, боковая не отличается от ножки, 35 мм дл. и 3 мм толщ., опушенная. Ножка цилиндрическая, изогнутая, голая, бледно-охристая, у основания серая, волокнистая, 45 мм дл. Перитеции прямые, яйцевидные или эллиптические,

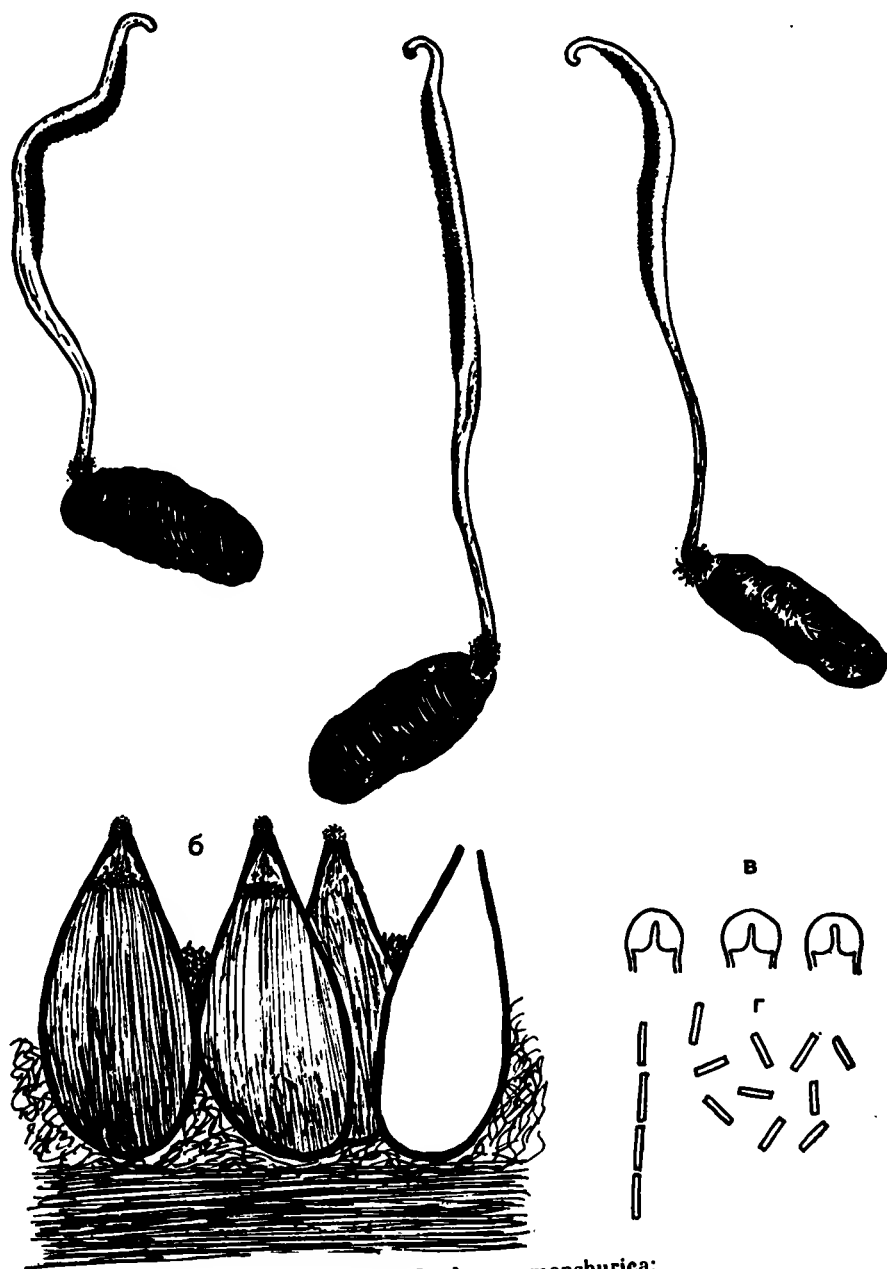
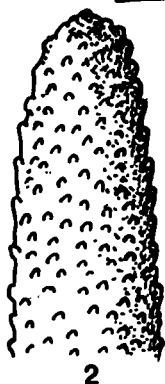


Рис. 60. *Cordyceps manshurica*:
 а — внешний вид стром ($\times 1$); б — продольный срез через перитеции ($\times 300$); в — головки
 асон ($\times 1400$); г — отдельные клетки аскоспор ($\times 1400$).



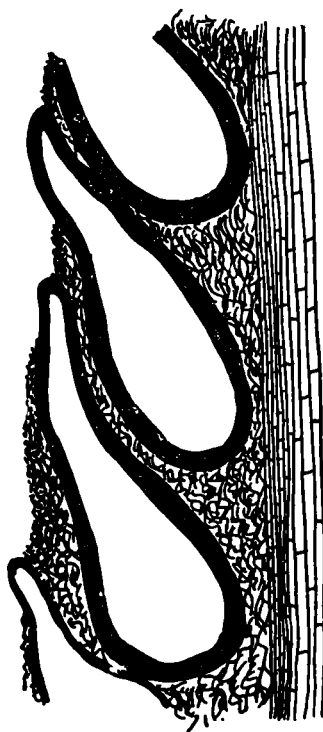
6

100 MKM



2

B



1

2

5 MKM

800—850 × 370—400 мкм, с коническими верхушками, сначала погруженные, при созревании — почти поверхностные, неправильно скученные. Аски цилиндрические, 8-споровые, 280—300 × 5,8—6 мкм. Головки полушаровидные, 10 мкм в диам. Аскоспоры нитевидные, распадаются на многочисленные цилиндрические клетки с тупыми концами, 4—6 × 1,5 мкм.

На личинках и куколках чешуекрылых (Lepidoptera).

Известен только в СССР (Приморский край).

Примечание. Вид наиболее близок к *C. militaris*, от которого легко отличается размером и цветом плодового тела, боковой плодущей частью и загнутым стерильным кончиком, а также формой и размерами перитециев. В культуру на рисе не выделялся, хотя отдельные клетки аскоспор прорастали.

C. martialis Speg. (рис. 61). Fungi Puiggariini N 305, Bol, Acad. Nac. Cordova, 1889, 11 : 305. Saccardo, Syll. Fung., 1891, 9 : 1000; Massee, Ann. Bot., 1895, 9 : 15; Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1933, 18 : 57; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 120; Journ. Jap. Bot., 1978, 53, 11; 338, fig. 4. Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 196, fig. 23, 24. Коваль, Определ. зитомоф. грибов СССР, 1974 : 110.

Syn.: *Cordyceps huntii* Giard. Bull. Soc. Entom. France, 1895, 64 : 156; Rev. Myc., 1899: 11. Saccardo, Syll. Fung., 1899, 14 : 662; Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1935, 19 : 164; *Cordyceps submilitaris* Henn., Naturw. Wochenschr., 1896, 11, 27 : 319, fig. 4; Hudwigia, 1897, 34 : 222; Nerthus, 1904, 6, pl. 1, fig. 3; Saccardo, Syll. Fung., 1899, 14 : 695; Moeller, pl. 1, fig. 3; Saccardo, Syll. Fung., 1899, 14 : 695; Moeller, Phyco u. Asco, 1901 : 224, pl. 7, fig. 95, 96; Lloyd, Myc. Writ., 1924, 7 : 1308, pl. 301, fig. 2943; Teng. Contr. Biol. Lab. Sc. Soc. China, 1932, 8 : 54; Sinensia, 1934, 4 : 292, fig. 19 : A contrib. know. higher fungi of China, 1939 : 38. Mains, Lloydia, 1957, 20, 4 : 226; *Cordyceps klenei* Pat., Soc. Myc. France, 1908, 24 : 11.

Мицелий на поверхности распространяется только незначительными участками, желтовато-оранжевый, волокнистый, образует яркие оранжевые или красные ризоморфы, которыми пораженное

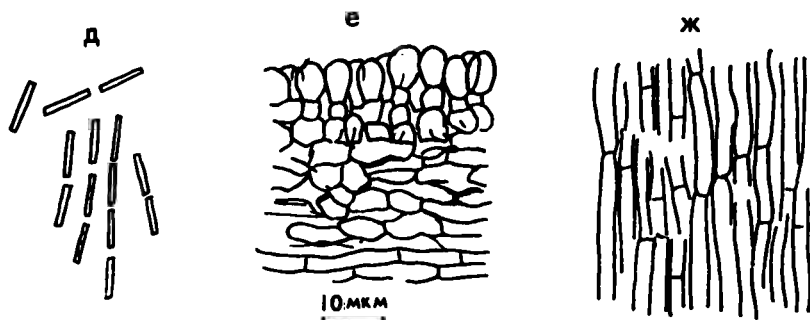


Рис. 61. *Cordyceps martialis*:

а — внешний вид стром: 1—3 — ориг. (×1), 4 — по Mains, 1958; б — плодущая часть стромы: 1 — ориг. (×8), 2 — по Kobayasi, 1978; в — головки асков: 1 — ориг. (×980), 2 — по Kobayasi, 1978; д — отдельные клетки аскоспор (×1100); е — перидий плодущей части; ж — срединная часть стромы (е, ж — по Kobayasi, 1978).

насекомое прикрепляется к субстрату. Гифы окрашенные, тонкостенные, 3—5 мкм в диам., прямые, почти неразветвленные, длинные. Стромы многочисленные, прямые, простые или разветвленные на разной высоте от основания, цилиндрические или булабовидные, 1—3 см выс., хорошо разделяются на плодущую часть и ножку, плотные, кожистые. Плодущая часть верхушечная, 2—4 мм шир., до 5 мм выс., желто-оранжевая, оранжевая или киноварно-красная, с возрастом темнеющая и становящаяся красной или почти совсем коричневой, шероховатая от выступающих устьиц созревающих перитециев, иногда немного сплюснутая; с тупо заостренной верхушкой. Ножка морщинистая, желобчатая, кожистая, 1—2 мм толщ., почти такого же цвета, как и плодущая часть, или немного темнее, при высыхании очень твердая. Центральная часть стромы состоит из плотного слоя параллельно расположенных бесцветных гиф, 6—7 мкм в диам., с длиной клеток до 25 мкм. Последующий слой составлен бесцветными разветвленными тонкостенными гифами, 3—5 мкм толщ., с длиной клеток 10—12 мкм. Поверхностный слой состоит из свободно переплетающихся гиф, 5—7 мкм толщ., желто-оранжевых в массе, образующих мало выраженный кортекс. Перитеции расположены косо, яйцевидные или удлинено-конические, загнутые, 650—840 × 240—450 мкм, с хорошо выраженными стенками до 25 мкм толщ. Аски удлинено-цилиндрические, 300—510 × 3—4 мкм, с шаровидной головкой до 2 мкм выс. Аско-споры нитевидные, с многочисленными перегородками, 0,5—1 мкм толщ., распадаются на отдельные клетки 6—10 мкм дл.

На личинках жесткокрылых (Coleoptera), в долинных и листовых лесах, с июня по сентябрь.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край: Хасанский, Владивостокский, Шкотовский и Майхинский р-ны, Сихотел-Алиньский заповедник; Хабаровский край, о-в Сахалин).

Общее распространение: Южная Америка, Китай (Южная Маньчжурия).

П р и м е ч а н и е. Вид довольно распространенный на Дальнем Востоке. Однако в литературе его номенклатура несколько запутана, так как некоторые исследователи, очевидно, не имели достаточно материала для сравнения его с близкими видами. На первый взгляд, по описанию он внешне напоминает разновидность *S. militaris*, на что указывает Э. Мойнс (Maine, 1958). Но от него он очень легко отличается внешне: кожистой консистенцией, оранжевой или красной окраской поверхностного мшечия, наличием ризоморф, а также внутренней структурой — расположением перитециев в косом направлении и их формой. Кроме того, вид поражает только жесткокрылых. Очень близким видом, по мнению Ж. Моро (Mougeau, 1949), является *S. variegata*, который был им описан. Действительно, мы также прежде не могли достаточно четко их разграничить, пока не собрали образцы, позволяющие прийти к окончательным выводам. *S. variegata* гораздо больших размеров, со стерильной верхушкой, стромы более мягкой окраски с розовым оттенком, обитает обычно только на чешуекрылых, в пределах СССР распространен гораздо больше, чем *S. martialis*, ареал которого у нас ограничен — вид пока встречен только на Дальнем Востоке.

Т. Петч (Petch, 1934) предполагал, что *S. pittieri* Bomm. et Rouss., обнаруженный в Коста Рико, также является синонимом *S. martialis*. Но Н. Кобаяши, после просмотра образцов отнес его к синонимам *S. melolonthae* (Kobayasi, 1941). Интересно, что автор вида Ц. Спегаззини (*S. Spegazzini*) не придавал значения расположению перитециев и только последующие исследователи вы-

делили этот вид отдельно. Патульяр, следуя Спегацини, описал вид *C. klenei*, который после тщательного просмотра образцов был отнесен к синонимам *C. martialis*, так как у него оказались типично расположенные косые перитонии, хотя на авторском рисунке и в описании они изображены как прямые (Patoulliard, 1908).

Этот вид в гербариях и ранних работах исследователей рода *Cordyceps* встречается под названием *C. luntii*, что является просто опечаткой и его следует писать *C. luntii* (Ferry, 1899).

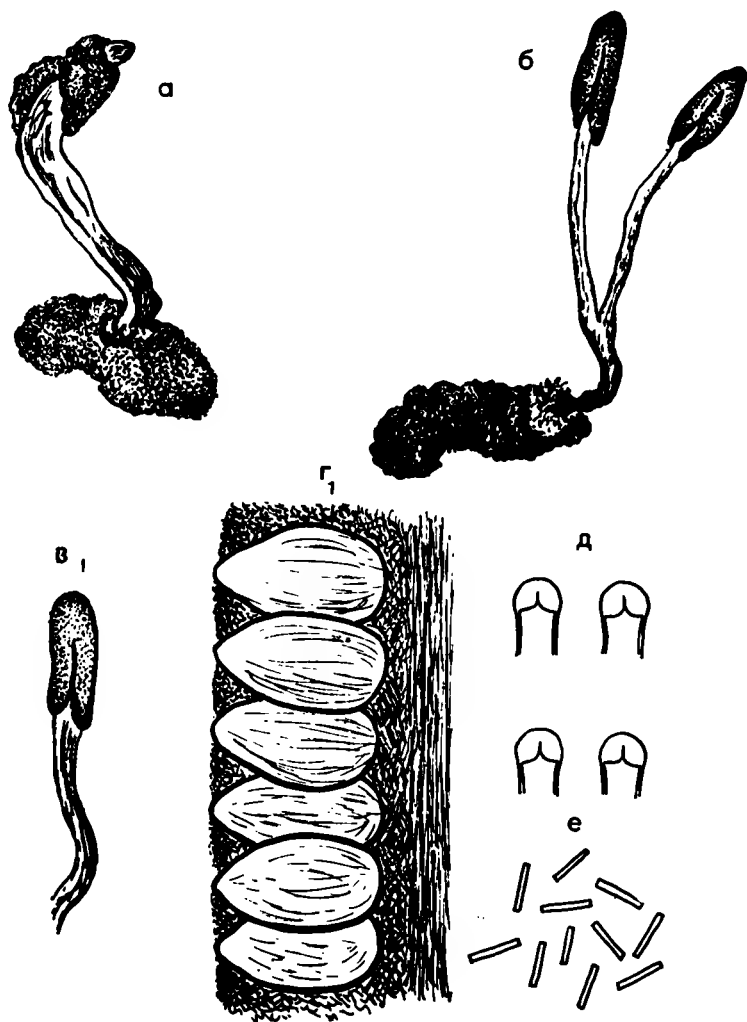
В «Определителе энтомофильных грибов СССР» (Коваль, 1974) также допущена ошибка в написании видового названия, где он именуется как *C. martialis*, что не должно учитываться, поскольку правильное написание — *C. martialis*.

О трудностях в понимании объема этого вида может свидетельствовать тот факт, что даже такой знаток рода *Cordyceps*, как И. Кобаяши, не имеет постоянного мнения. В мировой сводке рода он согласен с идентичностью *C. martialis* и *C. submilitaris* (Kobayasi, 1941), но в более поздних работах не приводит в числе синонимов *C. martialis* вид *C. submilitaris* и даже, более того, считает *C. submilitaris* самостоятельным видом (Kobayasi, 1980). Однако уже через год при описании нового вида *C. changpaishanensis* И. Кобаяши указывает на его близость к *C. martialis* Speg. и тут же в скобках отмечает, что это синоним *C. submilitaris* (Kobayasi, 1981).

C. melolonthae (Tul.) Sacc. (рис. 62), *Michelia*, 1879, 1 : 320, *Syll. Fung.*, 1883, 2 : 576. *Ellis et Everharth*, *North Amer. Pyrenom.*, 1892 : 66; *Cooke*, *Veg. Wasps*, 1892 : 96; *Massee*, *Ann. Bot.*, 1895, 9 : 37; *Lloyd*, *Myc. Writ.*, 1915, 4 : 530, fig. 722; *Petch*, *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1935, 19 : 135; 1937, 21 : 44; *Mains*, *Mycologia*, 1937, 29 : 677; *Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc.*, 1939, 55 : 124; *Papers Michigan Acad. Sci. Arts. Let.*, 1939, 25 : 80; *Mycologia*, 1958, 50, 2 : 198, fig. 28. *Kobayasi*, *Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig.*, 1941 : 168; *Journ. Jap. Bot.*, 1979, 54, 7 : 23, fig. 6; *Kobayasi*, *Shimizu*, *Bull. Natn. Sci. Mus.*, 1980, 6, 4 : 134, fig. 13; Коваль, *Опред. энтомоф. грибов СССР*, 1974 : 114.

Syn.: *Torrubia melolonthae* Tul., *Sel.*, *Fung. Carp.*, 1865, 3 : 11; *Cordyceps herculea* Ellis et Ev. (non *Sphaeria herculea* Schw.), *North Amer. Pyrenom.*, 1892 : 63; *Massee*, *Ann. Bot.*, 1895, 9 : 26, *Hard. Mushroom*, 1908; 574, fig. 491; *Seaver*, *North American Flora*, 1910, 3, 1 : 51; *Mycologia*, 1911, 3, 2 : 213, pl. 53, fig. 6; *Lloyd*, *Myc. Writ.*, 1913, 47 : 16; 1915, 4 : 530; *Mains*, *Trans. Amer. Phil. Soc.*, 1935, 74 : 265; *Cordyceps pittieri* Bomm. et Rouss., *Bull. Soc. Bot. Belg.*, 1896, 35 : 160. *Saccardo*, *Syll. Fung.*, 1899, 14 : 657.

Мицелий на поверхности куколки замечен только у основания выходящей стромы, желтый, паутинистый, с возрастом становится войлочным, более плотным и тусклым. Гифы тонкостенные, светлоокрашенные, с гранулированным содержимым, слабо ветвящиеся, 5—7 мкм толщ., Строма выходит из разных частей пораженной куколки, одиночная, простая или характерно вильчато разветвленная у основания, крупная, 3—13 см выс., до 1,5 мкм толщ., булавовидная, мясистая, при высыхании кожистая, желтых оттенков, прямая или изогнутая, хорошо разделяется на плодущую часть и ножку. Плодущая часть верхушечная или почти верхушечная, очень характерно при этом обволакивающая ножку, с наплывом, напоминающая билатеральную, булавовидная или утолщенно-цилиндрическая, до 2 см выс., 5—15 мм шир., на вершине тупо закруглен-



ная, гладкая, ровная или с желобком, прямая или изогнутая, сернисто-желтая, светло-желто-оранжевая, более яркая, чем ножка, при высыхании и старении становится желто-коричневой с еле заметными точками выступающих устьиц перитециев. Ножка тоньше плодущей части, 4—6 мм шир., серо-желто-коричневая или желто-коричневых оттенков, гладкая, при старении продольно-морщинистая, прямая или изогнутая. Центральная часть стромы состоит из прямых продольных параллельно сросшихся бесцветных слабо-септированных гиф 3—4 мкм диам. Последующий слой плодущей части и ножки почти не различается — его образуют гифы, слабо переплетающиеся между собой, желтоватого цвета, 7 мкм толщ., более густо септированные. На ножке поверхностный слой имеет

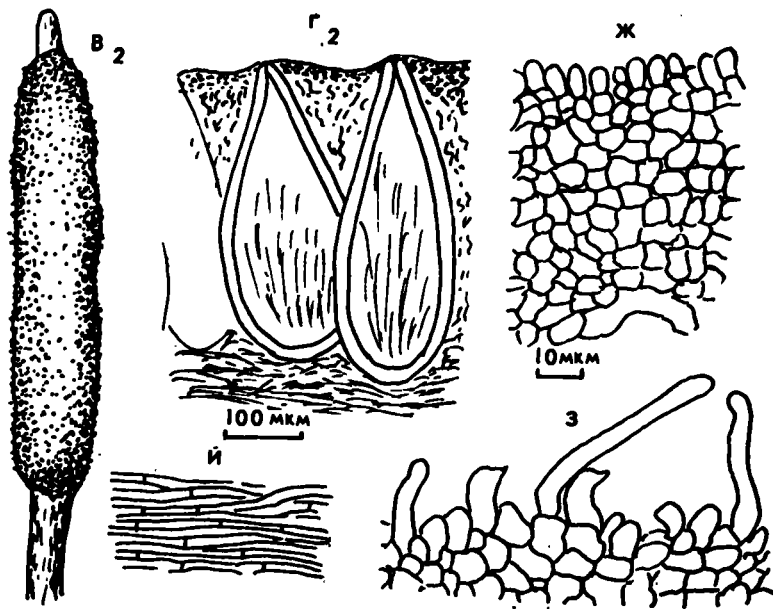


Рис. 62. *Cordyceps melolonthae*:

а — внешний вид *C. melolontheae* var. *melolontheae* ($\times 1$), по Mains, 1958; б — внешний вид *C. melolontheae* var. *rickii* ($\times 1$); в — плодущая часть: 1 — по Mains, 1958, 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1980 ($\times 6$); 3 — продольный срез через плодущую часть: 1 — орг. ($\times 50$), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1980; 3 — головки асков ($\times 1100$); 4 — отдельные клетки асков ($\times 1100$); ж — перидиальный слой ткани плодущей части; з — перидиальный слой ткани ножек; и — срединный слой ткани ножек (ж — и — по Kobayasi, Shimizu, 1980).

такое же строение и не отличим от предыдущего, а в области расположения перитециев он отличается более компактным расположением яркоокрашенных гиф, хотя кортекс при этом не дифференцируется. Перитеции прямые, довольно скученные, глубокопогруженные и выступающие при созревании только устьицами, яйцевидные, $30-480 \times 170-264$ мкм, с хорошо выраженными стенками до 20 мкм толщ., внутри устьице окружено перифизами. Аски цилиндрические, $210-300 \times 6-8$ мкм, 8-споровые, с шаровидно приплюснутой головкой 2—3 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, почти такой же длины, как аски, 1—1,5 мкм толщ., с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные клетки 4—8 мкм дл.

На личинках жуков (Scarabaeidae, Coleoptera).

Различают две формы: *C. melolonthae* var. *melolonthae* E. Mains и *C. melolonthae* var. *rickii* (Lloyd) E. Mains.

Ключ для определения форм

- | | |
|---|---|
| 1. Плодущая часть со стерильным кончиком | <i>C. melolonthae</i> var. <i>melolonthae</i> |
| 2. Плодущая часть без стерильного кончика | <i>C. melolonthae</i> var. <i>rickii</i> |

C. melolonthae (Tul.) Sacc. var. *melolonthae* E. Mains. Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 198, fig. 28.

Плодущая часть почти билатеральная, отчетливо разделяющаяся желобком и образующая наплывы, на верхушке утончающаяся, со стерильным кончиком.

C. melolonthae (Tul.) Sacc. var. *rickii* (Lloyd) E. Mains. Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 198, fig. 29.

Syn.: *Cordyceps rickii* Lloyd, Myc. Writ., 1920, 6 : 914, pl. 143, fig. 1628—1630.

Плодущая часть терминальная, но с небольшим желобком у основания, почти билатеральная, перитеции равномерно расположены по всей поверхности плодущей части, верхушка не утончается, а даже как бы расширяется, тупозакругленная, без стерильного кончика.

На личинках июньского жука (Coleoptera), в смешанном лесу, в небольших углублениях, среди перепревших листьев, после периода обильных дождей, в июле — августе.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край), БССР (заповедник «Беловежская пуща»).

Общее распространение: Северная, Центральная и Южная Америка, Восточная Индия.

Примечание. Вид довольно распространен в Америке, интересен своей локализацией и ограниченностью ареала. Выявление его у нас в стране, тем более в Европейской части, было неожиданным. Обнаружено два типичных экземпляра, которые не вызывают сомнений. На наш взгляд, их габитус и строение полностью совпадают с авторским описанием вида.

Э. Мейнс считает, что в США наиболее распространен *C. melolonthae* var. *melolonthae*, который сильно поражает личинок июньского жука (Phyllophaga), а *C. melolonthae* var. *rickii* приурочен к тропической части Северной и Южной Америки (Mains, 1958).

Относительно объема вида существуют некоторые разногласия, еще больше их в отношении номенклатуры. Тюлан описал этот гриб как *Torrubia melolonthae* без исследования самого образца, только по изображению, приведенному Цис-том. Однако позже выяснилось, что образцы эти незрелые, диагноз содержал только внешнее описание строения, почему его и стали считать «*nomen nudum*». Американские микологи, собиравшие образцы этого вида, стали называть его *C. herculea* Ellis et Everh. Однако все последующие образцы, как и у Тюлана, были незрелыми. После тщательного анализа К. Ллойд пришел к выводу, что в данном случае *C. herculea* не что иное, как незрелый гастеромицет *Cauloglossum transversarium* Fr., а вид, описанный Тюланом, предложил отнести к *C. insignis* Cooke et Rav. Позже, в 1915 г., он воссоставлял вид *C. melolonthae*, признанный к тому времени другими исследователями и дополненный Саккардо. С тех пор этот вид так и понимается микологами, хотя критический анализ близких видов не дает окончательных выводов относительно его синонимов. Т. Петч (Petch, 1934) считает, что *C. volkiana* Moeller также является его синонимом. Н. Кобаяши (Kobayasi, 1941) не разделяет этого мнения, признавая *C. volkiana* самостоятельным видом, но относит к синонимам *C. melolonthae* еще один вид — *C. pittieri* Bomm. et Rouss. Э. Мейнс высказывает предположение, что *C. cusu* Pat. также относится к *C. melolonthae* (Mains, 1940), но в окончательной сводке по американским видам кордицепсов приводит только один синоним — *Torrubia melolonthae* Tul. (Mains, 1958). В данном случае, после анализа литературных данных, мы разделяем мнение Н. Кобаяши (Kobayasi, 1941) относительно объема этого вида и признаем выделение Э. Мейнсом двух его вариантов. Что же касается *C. insignis*, то он, несомненно, является близким видом, от которого легко отличается не только внешне, но и меньшими размерами перитециев и асков. У нас в стране на личинках хрущей встречается еще один вид (*C. pseudoinsignis*),

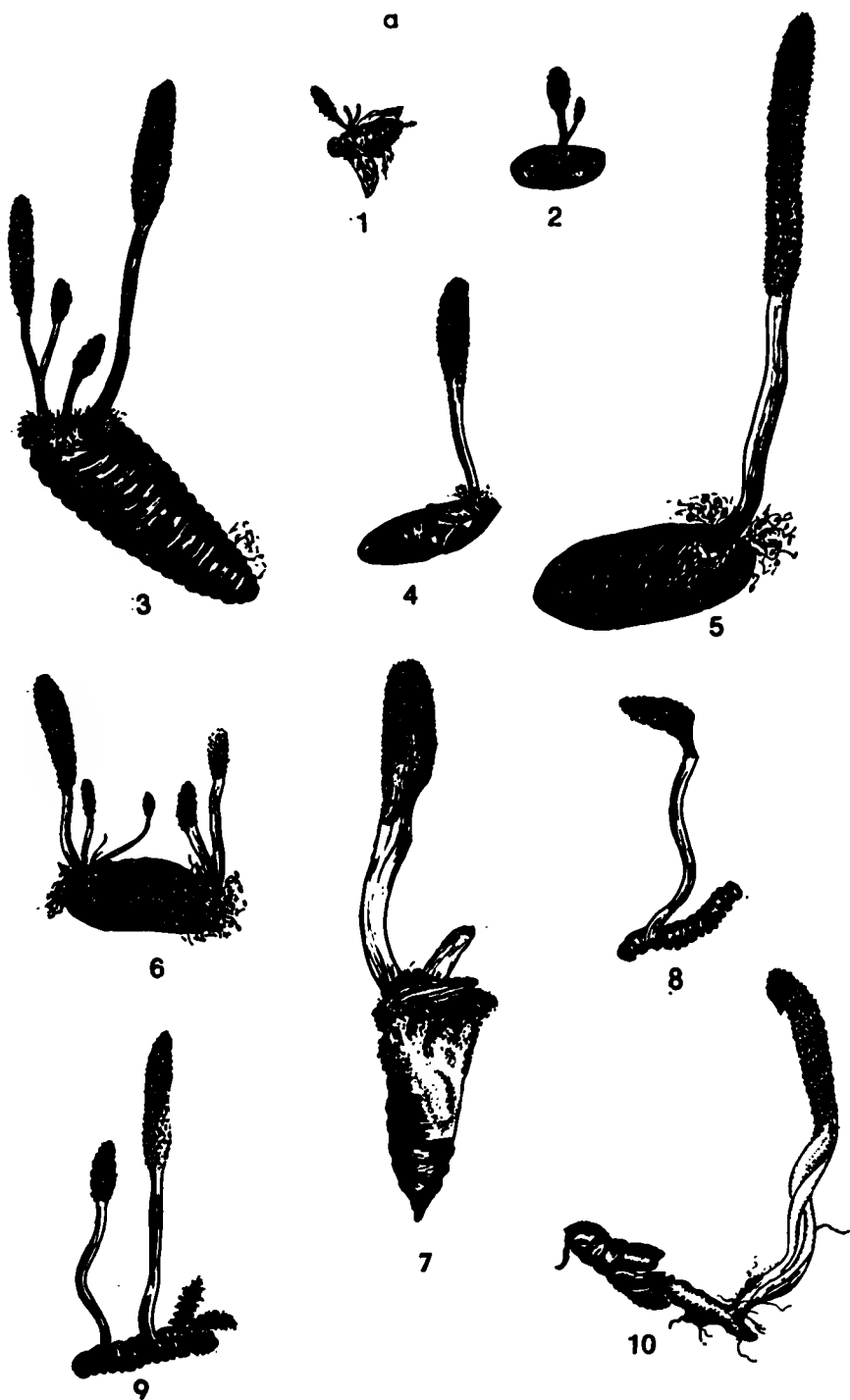
описанный Ж. Моро из Африки, который, по мнению его автора, близок к *C. insignis*. Почему-то Э. Мейнс не упоминает нигде о *C. pseudoinsignis*, а отсутствие гербарных материалов не позволяет прийти к окончательным выводам. Но нельзя не отметить слишком близкое сходство *C. pseudoinsignis* с *C. melolonthae* и не предположить, что *C. pseudoinsignis* может оказаться вариегатом. У *C. pseudoinsignis* идентичное строение стромы, которая отличается только цветом, находящимся, однако, в той же цветовой гамме (желто-оранжевая и оранжево-коричневая), и разница состоит только в размерах перитециев и асков при сходстве их типа строения. Кроме того, *C. pseudoinsignis* отмечался нами только в Приморском крае, в очень ограниченном районе.

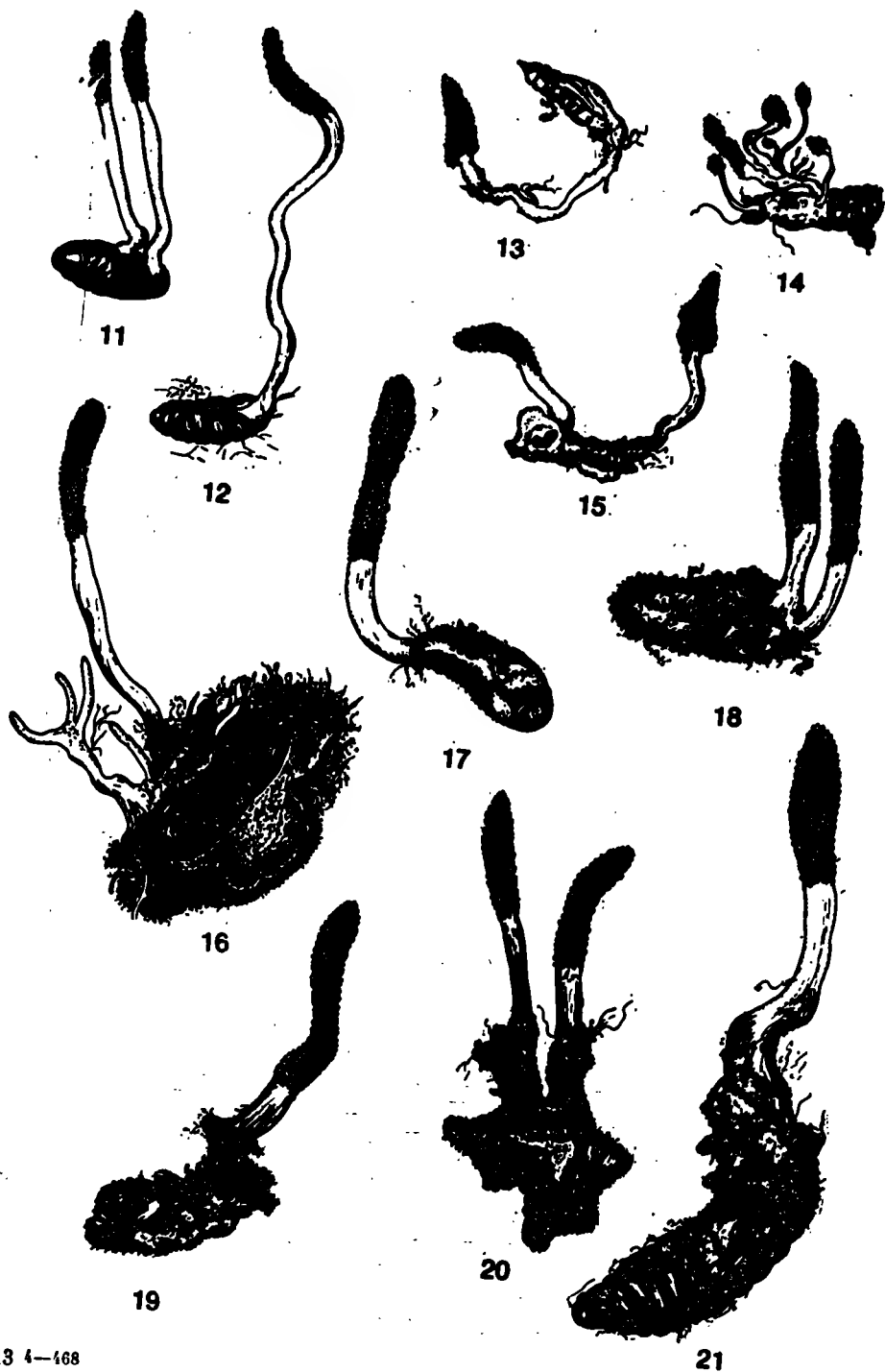
C. militaris (Fr.) Link (рис. 63). *Summa veg. Scand.*, 1849: 381. Link, *Handb.*, 1833, 3 : 347 (ut *Cordiceps*) : Berkley, Hook, *Engl. Fl.*, 1836, 5, 2 : 233; *Cult. Brit. Fung.*, 1860 : 382, pl. 23, fig. 4 (ut *Cordiceps*). Cesati, *Comment. Soc. Crittog. Ital.*, 1861, fasc. 2 : 69; 1863, fasc. 4 : 191. Tulasne, *Sel. Fun. Carpologia*, 1865 : 3. Saccardo, *Syll. Fung.*, 1883, 2 : 572; Rabenh. *Krypt. Fl.*, Pilze, 1887, 2 : 150; Masee, *Ann. Bot.*, 1893, 9 : 30; Hennings, *Naturw. Wochenschr.*, 1896, 11, 27 : 318, fig. 1; Nerthus, 1904, 4, pl. 1, fig. 2; Yasuda, *Bot. Mag. Tokyo*, 1909, 23 : 403; Seaver, *Noth Amer. Fl.*, 1910, 3, 1 : 49; *Mycologia*, 1911, 3 : 209. Migula, *Krypt. Fl.*, 1913, 3, 3, 2 : 764. Hara, *Bot. Mag. Tokyo*, 1914, 28 : 343; Honzo, 1933, 7 : 106; Lloyd, *Myc. Writ.*, 1915, 4 : 4, fig. 614; Kawamura, *Jap. Fung.*, 1929 : 144. Petch, *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1932, 17 : 172; 1933, 18 : 50; 1938, 21 : 296. Teng, *Sinensia*, 1934, 4 : 287, fig. 13; *Contr. knowl. higher fungi of China*, 1939 : 39. Mains, *Frans. Amer. Phil. Soc.*, 1935 : 266; *Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc.*, 1938, 55 : 125; *Mycologia*, 1958, 50, 2 : 190, fig. 17—19. Kobayasi, *Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig.*, 1941 : 109, fig. p. 111, 112; Moureau, *Lejeunia*, 1962, 14 : 21. Коваль, *Опред. энтомоф. грибов СССР*, 1974 : 108, рис. 88. Kobayasi, Shimizu, *Bull. Natn. Sci. Mus.*, 1976, 2, 5 : 137, fig. 8; *Bull. Natn. Sci. Mus.*, 1978, 4, 2 : 58.

Syn.: *Clavaria militaris crocea* Vaill., *Bot. Paris*, 1729 39, pl. 7, fig. 4. Miller, *Nov. Act. Acad. Nat. Cur.*, 1770, 4 : 215, pl. 7, fig. 5. *Coralloides clavata lutea minor* Buxbaum, *Plant. minus cogn. cent.*, 1733, 4 : 39, pl. 66, fig. 2. *Clavaria militaris clavata integerrima capite squamosa*. L., *Spl. Pl.* 1753, 1, 2 : 1182; Muller, *Beschäftig. Berl. Gesell nat. Freund*, 1775, 1 : 156; *Fl. Dan.*, 1775, 4, 11 : 8, pl. 1157, fig. 1; *Holmsk Vidensk. Selsk. Skr. Copenhagen*, 1781, 1 : 289; *Clavaria granulosa* Bull., *Champ., Fr.*, 1790, 1 : 199, pl. 996, fig. 1. *Sphaeria militaris* Ehrh., *Beitr. Naturk.*, 1788, 3 : 86; 1791, 6 : 47. Persoon, *Obs. Myc.*, 1795, 2 : 66, pl. 11, fig. 3; *Syn. Metn. Fung.*, 1801 : 1. Fries, *Syst. Myc.*, 1822, 2 : 323; Tulasne, *Ann. Sci. Nat.*, 1857, 8 : 36; Currey, *Trans. Linn. Soc. Lond.*, 1858, 22, 3 : 262, pl. 45, fig. 3; *Cordylia militaris* Fr. ex Ficinus et Schubert, *Fl. Dresden*, 2ed., 1823, 2 : 331. *Kentosporium militare* Wallroth, *Beitr. Bot.*, 1844, 2 : 166. *K. clavatum* Wallroth, l. c.

Torrubia militaris Tul. *Sel. Fung. Carp.*, 1863, 3 : 6, pl. 1. fig. 24—31 (excl. satum conidiale). Yasuda, *Bot. Mag. Tokyo*, 1894, 8, 410. Schroet., *Krypt. Fl. Schles.* 1908, 3, 2 : 276.

Мицелий на поверхности пораженных насекомых обычно незаметен либо распространяется участками в местах выхода стром на





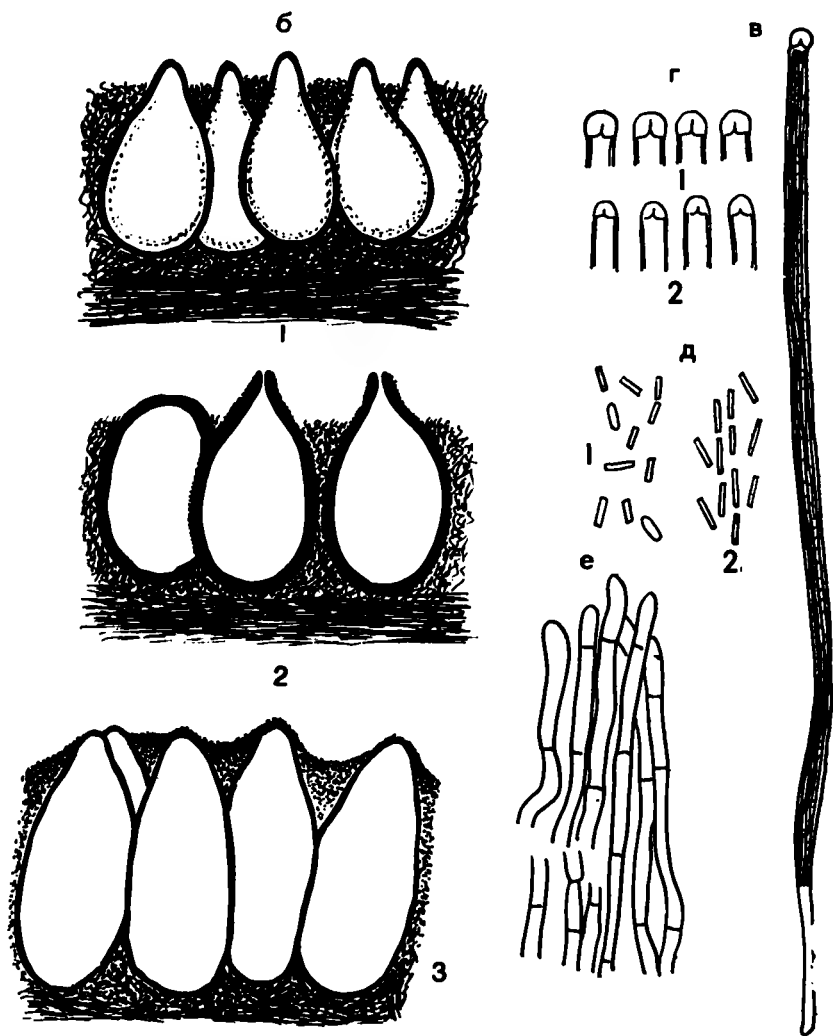


Рис. 63. *Cordyceps militaris*:

а — внешний вид стром: 1 — на лесной мухе, ориг. ($\times 1$), 2 — 21 — на чешуекрылых: 2—6 — ориг. ($\times 1$), 7 — по Mains, 1958 ($\times 3$), 8, 9 — по Munk, 1958 ($\times 1$), 10—21 — по Kobayasi, 1941 (10—15 — $\times 1$, 16—20 — $\times 1/2$, 21 — $\times 1/4$); б — продольный срез через перитеции: 1 — ориг. ($\times 50$), 2 — по Kobayasi, 1941 ($\times 50$), 3 — по Mains, 1958 ($\times 100$); в — аска ($\times 700$); г — головки асков: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, 1941; д — отдельные клетки аскоспор: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, 1941; е — гифы поверхностного слоя между перитециями ($\times 720$).

поверхность, нитевидный, войлочный или при высыхании пленчатый. Внутри полости гифы 1,5—5 мкм толщ., тонкостенные, сильно ветвящиеся, в массе белые или кремоватые, постепенно заполняют всю полость, образуя склероций. Стромы одиночные или многочисленные, выходят из различных частей покровов между их сегментами, иногда группами, прямые или изогнутые, простые или у ос-

пования разветвленные, цилиндрические или булабовидные, 0,8—8 см выс., до 2—6 мм шир., различных оттенков оранжевого цвета, сплюснутые или выполенные, часто с продольным желобком или бороздкой. Плодущая часть верхушечная, цилиндрическая, булабовидная, веретеновидная или эллиптическая, 0,25—3 см (обычно 1,5—2,5 см) дл., прямая или слегка изогнутая, на верхушке обычно притупленная, почти такой же толщины, как ножка, или же чуть толще ее, оранжевая различных оттенков: бледно-оранжевая, с оттенком кадмия, оранжево-кожистая и т. д., но более светлая между перитециями, иногда почти кремоватая, хотя сами устья перитециев гораздо темнее и ярче, сначала гладкая и ровная, при созревании шероховатая от выступающих устьиц перитециев, при старении кожистая. Ножка цилиндрическая, бледно-оранжевая, у основания совсем беловатая, опушенная, иногда окруженная тонкими ризоморфами, прямая или сильно изогнутая, гладкая, ровная или с многочисленными бороздками, иногда веревчатая, реже раздвоенная у основания. Центральная часть строма состоит из параллельных, слегка переплетающихся бесцветных гиф 3—7 мкм толщ. Гифы верхнего слоя плодущей части тонкостенные, слегка изогнутые, 2,8—5,6 мкм толщ., септированные, выступают между перитециями свободными, почти булабовидными концами, кортекс отсутствует. Гифы верхнего слоя ножки более тонкие, до 1,5 мкм толщ., располагаются параллельно, почти не переплетаясь, плотно сросшиеся, продольные. Перитеции сначала полупогруженные, при созревании выступают на поверхность и погружены только основанием, скученные, располагаются прямо, яйцевидные, 450—670 × 230—370 мкм (по Mains, 1958—500—720 × 300—480 мкм), с паренхиматозными стенками 13—20 мкм толщ. Аски удлиненно-цилиндрические, 8-споровые, 300—420 × 3,5 мкм (по Mains, 1958—300—510 × 3,5—5 мкм), с шаровидной головкой 3—5 мкм толщ. Аскоспоры нитевидные, 1—1,5 см толщ., с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные цилиндрические клетки 2—4,5 мкм дл., закругленные на обоих концах.

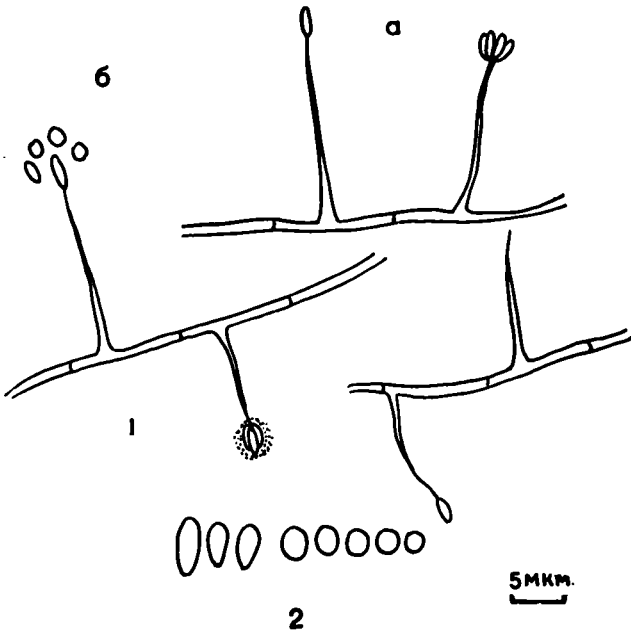
Анаморфа — *Cephalosporium militare*.

Cephalosporium militare Y. Kobayasi (рис. 64), Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig. 1941 : 113. — nomen nudum. Petch, Trans. Br. mycol. Soc. 1936, 20, 2 : 216—224. — *Cephalosporium* sp., Brown et Smith, Trans. Br. mycol. Soc., 1957, 40, 1, 53—54. S. Balazy, Bull. Soc. Amis Sci. Let. Poznan, Ser. D, 1973, 14 : 129. R. Samson, Studies in Mycology, 7, 1974, 6, 7 : 32. Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 153.

Колонии на агаризованной среде Чапека растут медленно и ограниченно, достигают на 14-й день всего 1,2—1,5 см в диам., низкие, бархатистые, сначала белые, с возрастом становятся желтыми или оранжево-желтыми (при выращивании в полной темноте могут остаться белыми). Гифы нежные, умеренно ветвящиеся, 1—2 мкм в диам. Фиакиды конические, бутылчатые, 10—30 × 1,5—2,3 мкм, образуются одиночно из клеток гиф через разные интервалы или в пучках и группами (часто на разных уровнях) по две — четыре.

Рис. 64. *Cephalosporium militare*:

a — фиакиды на гифах
($\times 900$); б — конидии:
1 — орг. ($\times 900$), 2 —
по Balazy, 1973.



Конидии формируются на вершине фиакид, в цепочках. Первая конидия обычно больше остальных, эллиптическая или короткоцилиндрическая, $3,2-6 \times 2,5$ мкм, последующие шаровидные, $2,3-3$ мкм в диам. Конидии остаются подолгу в цепочках, если колония растет в умеренно сухих условиях.

На насекомых в естественных условиях конидий образуется гораздо больше, чем при выращивании на синтетических средах, а сами конидии собраны в головки или в различной длины цепочки.

На личинках и куколках представителей различных семейств чешуекрылых (Lepidoptera), редко — на имаго двукрылых (Diptera), в различных типах леса, но в более влажных стациях, с июня по октябрь.

Распространение в СССР: почти повсеместно.

Общее распространение: космополит.

Примечание. Этот вид, самый известный среди всех остальных, описан еще в середине XVIII ст. Он широко распространен в Европе, Азии, Северной и Южной Америке, Африке. Очень вариабельный, поэтому его часто не удается сразу определить достоверно. Особенно он варьирует по форме, цвету, размерам и количеству стром, что обусловлено и полностью коррелирует с размером поражаемого насекомого и местообитанием. Встречается обычно на чешуекрылых, реже на двукрылых; отмечен на тинулидах (Müller — Kögler, 1969).

У нас в стране особенно часто встречается в Европейской части и Приморье. Несколько местонахождений его известно в тундре. Гораздо хуже исследованы южные районы СССР, поэтому о южной границе его пока сказать трудно. Интересно, что это один из немпогих видов, о нахождении которого в России (с Михайловское) есть сведения у И. Кобаяши. К сожалению, нам так и не удалось установить источник, из которого приводятся эти данные.

Довольно длительное время считалось, что анаморфой *C. militaris* является *Isaria farinosa* (Holm.) Fr. После изучения гриба в культуре Т. Петч впервые

в 1936 г. высказал предположение, что анаморфа его относится к роду *Cephalosporium* (Petch, 1936). Петч приводит описание этого нового вида, но почему-то не дает ему видового названия, так и оставляя его *Cephalosporium* sp. К такому же выводу приходит и Н. Кобаяши (Kobayasi, 1941), изучавший длительное время *C. militaris* в культуре. Но он приводит название — *Cephalosporium militare* Y. Kobayasi — без всякого описания, соглашаясь с описанием, представленным Петчем. В последующие годы в литературе утвердилось это мнение. Недавно диагноз пополнился подробным описанием С. Балази (Balazy, 1973), хотя, к сожалению, отсутствует хорошее изображение этого вида. Гриб *Isaria farinosa* отнесен теперь к роду *Raecilomycus* и известен как *R. farinosus* (Holm. ex Fr.) Brown et Smith с большим количеством синонимов (Brown, Smith, 1957).

C. militaris привлекал многих исследователей, поэтому сравнительно хорошо изучен в лабораторных условиях (Shanor, 1936; Kobayasi, 1941; Latge, Vey, 1974; Carilli, Pacioni, 1977).

Для гриба отмечена не только чрезвычайная вариабельность размеров и окраски, но описаны и альбиносы (Kobayasi, Shimizu, 1978).

C. militaris (Fr.) Lk. var. *sphaerocephala* Kunz. et Schm. E. Fries (рис. 65), Syst. Myc., 1822, 2 : 323. Schmidt, Myc. Heft, 1880 : 116; Cooke, Veg. Wasps, 1892 : 177; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 114; Moureau, Cordyceps du Congo Belge, 1949 : 32, fig. 13, pl. 1, 5.

Мицелий на поверхности пораженного насекомого выступает участками, пленчатый, белый, в местах соприкосновения с почвой образует тонкие ризоморфы. Стромы одиночные или группами по две, простые или у основания ветвящиеся дихотомически, иногда одно из разветвлений оказывается стерильным, несколько меньше основного вида (1,5—3,5 см выс.) и более тонкое. Плодущая часть полушаровидная или удлинненно-эллиптическая, яйцевидная, реже булабовидная, 3 × 1,5 мм; 4 × 2 мм; 6 × 2,5 мм, оранжевая или с розовым оттенком, с более темными точками густо расположенных, выступающих при созревании устьиц перитецев. Ножка гладкая, прямая или изогнутая, до 1 мм толщ., цилиндрическая, простая или ветвящаяся дихотомически, оранжеватая с охристым или рыжим оттенком. Перитеции 390—520 × 160—260 мкм. Аски цилиндрические, 300—370 × 3,5—4 мкм. Аскоспоры нитевидные, 240—350 × 1—1,5 мкм, с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные клетки 6—10 мкм дл.

На коконах и куколках чешуекрылых (Lepidoptera), во влажных лесах, в августе — сентябре.

Общее распространение: Европа, Япония, Африка (Конго).

Примечание. Этот вариант отличается от типичных представителей вида более нежной стромой, формой плодущей части и тонкой ножкой. Особенно подробно описан у Ж. Моро (Moureau, 1949). Вариант, очевидно, имеет широкий ареал, поскольку описан в разных частях света, хотя американские исследователи о нем не упоминают. Возможно, что они не отличали его от *C. myriensis* P. Henn., который очень близок к этому варианту *C. militaris*. Т. Петч (Petch, 1932) считал, что *C. myriensis* является синонимом *C. militaris*. Однако нет оснований придерживаться этого мнения в связи с тем, что целый ряд постоянных признаков позволяет легко выделять вариант.

Более запутано написание авторов варианта: у Н. Кобаяши (Kobayasi, 1941) приводится *C. militaris* (L.) Link forma *sphaerocephala* (Schm.) Fr., у Моро (Moureau, 1949) — *C. militaris* (Liune ex Fries) var. *sphaerocephala* Kunz. et Schm.

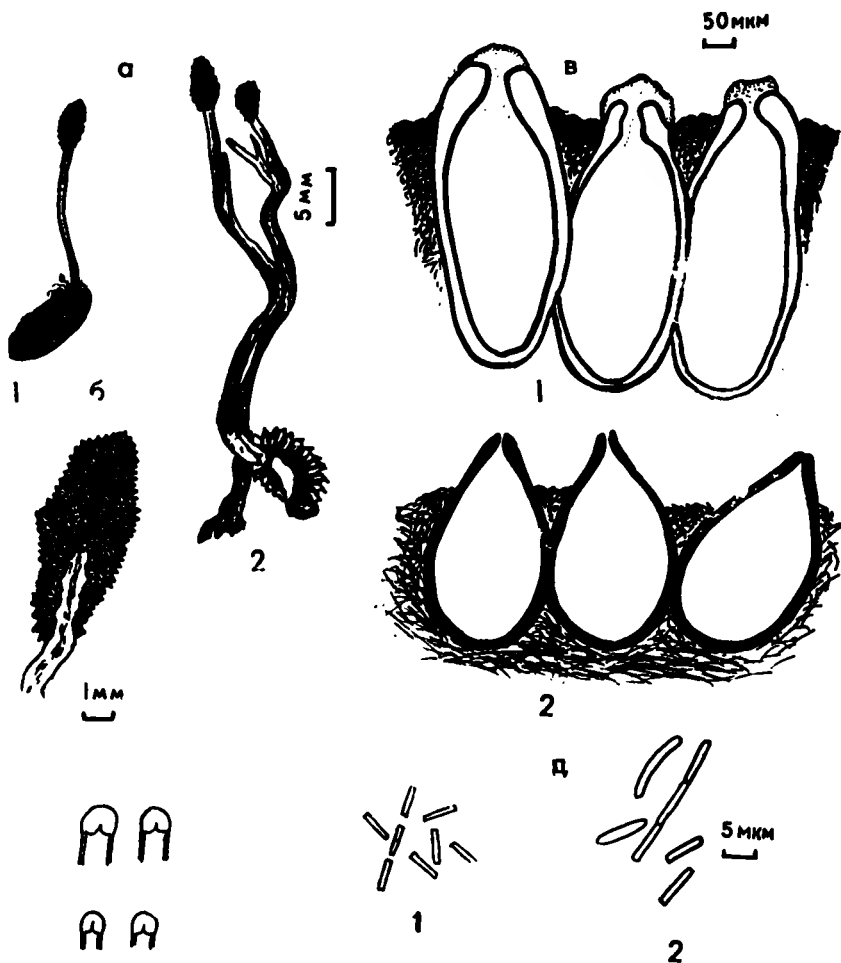


Рис. 65. *C. militaris* var. *sphaerocephala*:

а — общий вид стромы: 1 — ориг. ($\times 1$), 2 — по Moureau, 1949; б — плодущая часть стромы, по Moureau, 1949; в — продольный срез через перитеции: 1 — по Moureau, 1949, 2 — ориг. ($\times 70$); г — головки асков ($\times 700$); д — отдельные клетки аскоспор: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Moureau, 1949.

Согласно правилам Международного кодекса ботанической номенклатуры (Джеффри, 1980) правильное расставлять автора так, как принято нами.

У нас в стране встречен только один раз в запоедке «Белонезская пуща».

C. myrmecophila Ces. (рис. 66), Bot. Zeit., 1846, 4 : 877; Bot. Zeit., 1855, 13 : 75, Bot. Zeit., 1858, 16 : 302; Comm. Critt. Ital., 1861, 1 : 61, pl. 4, fig. 2 Berkeley et Broome, Ann. Mag. Nat. Hist., 1851, 2, 7 : 176; Journ. Linn. Soc., 1875, 14 : 117. Saccardo, Syll. Fung., 1883, 2 : 566; Cooke, Veg. Wasps, 1892 : 31; Massee, Ann. Bot., 1895, 9 : 14; Lloyd, Myc. Writ., 1920, 6 : 987, pl. 157, fig. 1753; Myc. Writ., 1925, 7 : 1351. Petch, Trans. Br. mycol.

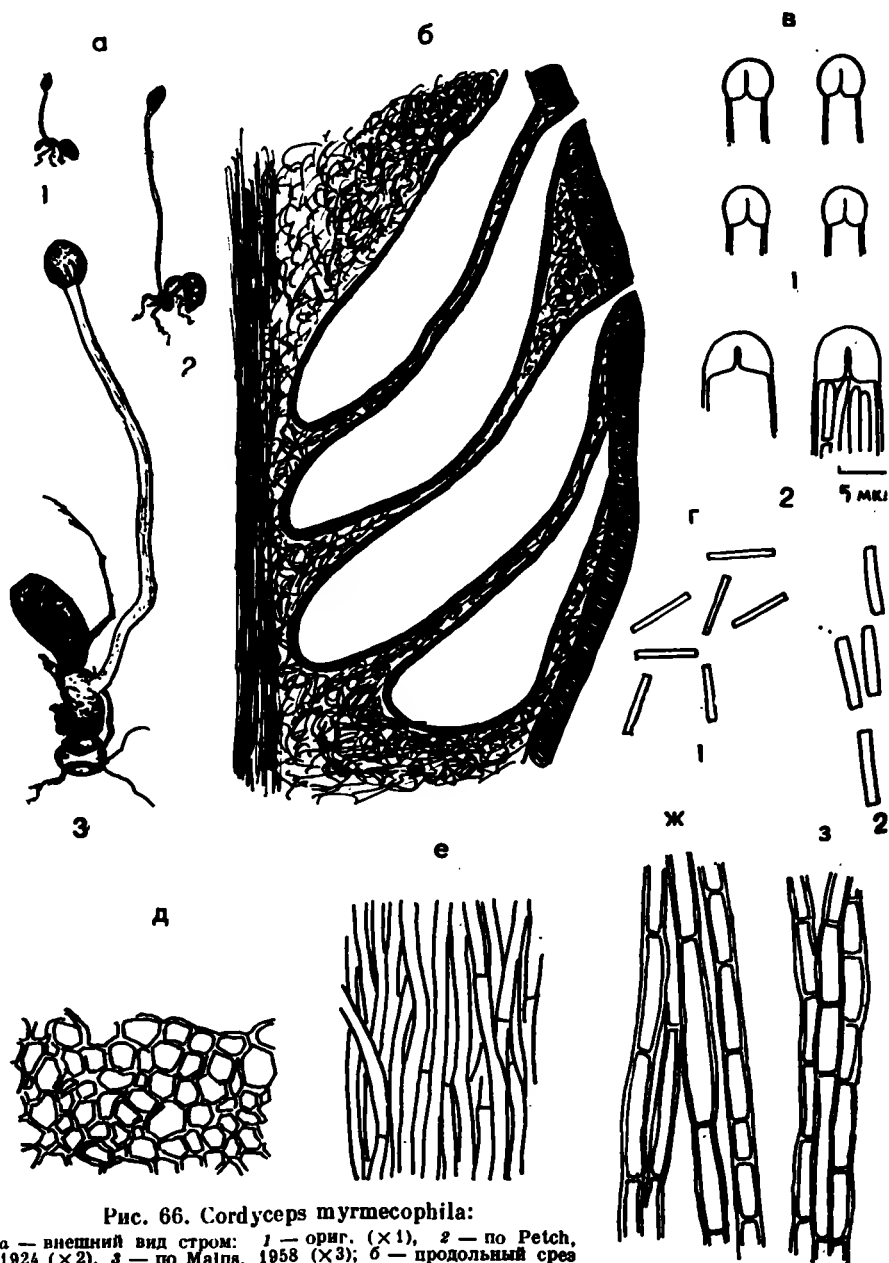


Рис. 66. *Cordyceps murgmescophila*:

а — внешний вид стром: 1 — ориг. ($\times 1$), 2 — по Petch, 1924 ($\times 2$), 3 — по Mains, 1958 ($\times 3$); б — продольный срез через перитеции ($\times 75$); в — головки асков: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1976; г — отдельные клетки аско-спор: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1976; д — перидий плодущей части; е — внутренняя ткань плодущей части; ж — внутренняя ткань ножки; з — перидий ножки (д-з по Kobayasi, Shimizu, 1976).

Soc., 1924, 10, 1 : 34, pl. 1, fig. 7; Teng, Sinensia, 1934, 6 : 291, fig. 14; A contr. to our knowledge to the higher fungi of China, 1939 : 39; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 196; Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 206, fig. 37—39; Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 118; Kobayasi, Shimizu, Bull. Natn. Sci. Mus., 1976, 2, 4 : 147, fig. 23, 25; Kobayasi, Journ. Jap. Bot., 1980, 55, 12 : 367; Papierok, Charpentie, Mycotaxon, 1982, 14, 1 : 351—368.

Syn.: *Torrubia myrmecophila* (Ces.) Tull, Sel Fung. Carp., 1865, 3 : 18; *Cordyceps depokensis* Koord. ex Overum in Trop. Natuur, 1925, 14 : 174, fig. 4

Мицелий на поверхности пораженного насекомого заметен только в местах выхода стром, желтовато-кремовый, ватообразный. Гифы тонкие, 3—5 мкм толщ., слабо ветвящиеся, малосептированные, с гранулированным содержимым. Внутри полости насекомого гифы тесно переплетаются, но не выполняют ее и склероция не образуют. Строма одиночная, выходит из основания головы или первых сегментов торакального отдела насекомого, до 4 см выс., нежная, мясистая, охристая, четко разделяется на плодущую часть и ножку. Плодущая часть яйцевидная, 1,5—4 × 1,5—2 мм, охристая, иногда с желтоватым оттенком, гладкая, при старении продольно-морщинистая; шероховатая от выступающих устьиц перитециев. Ножка нежная, нитевидная, до 1 мм толщ., прямая или немного извилистая, светло-желтая, гладкая, кожистая. Центральная часть стромы состоит из плотно сросшихся продольных гиф, дихотомически или неправильно разветвляющихся вверху, в плодущей части 6—7 мкм толщ. Последующий слой плодущей части состоит из свободно переплетающихся, бесцветных, густосептированных гиф 3,5—4 мкм толщ. За ним следует палисадный слой из бесцветных утолщенных гиф 50—60 мкм толщ. Самый поверхностный слой, до 50 мкм толщ., состоит из псевдопаренхиматозной ткани и образует плотный кортекс. На ножке последние два слоя отсутствуют. Перитеции косо расположенные, глубокопогруженные и даже при созревании выступают только верхней частью устьиц, удлинненно-яйцевидные или почти конусовидные, 600—1020 × 190—300 мкм, с коричневатыми стенками до 20—25 мкм толщ. Аски цилиндрические, 480—720 × 4—6 мкм, утончающиеся к основанию и расширяющиеся на вершине в шаровидную головку до 6 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, 1,5—1,8 мкм шир., с многочисленными перегородками, сразу же при созревании распадаются на отдельные цилиндрические клетки 8—10 мкм дл.

На муравьях (*Formica* sp., *Camponotus* sp., Formicidae, Hymenoptera), во влажных лесах, среди подстилки, на валежных пнях, в июле — сентябре.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край), БССР (заповедник «Беловежская пуща»), ЭССР (Лагодехский национальный парк).

Общее распространение: Европа (Англия, Финляндия, Италия, Швейцария), Северная и Южная Америка, Китай, Новая Гвинея, о-ва Цейлон, Борнео.

П р и м е ч а н и е. Вид встречается в СССР довольно редко, но по нескольким местонахождениям известен из Европейской части Союза и Приморского края. Ареал этого гриба чрезвычайно интересен: описан он в Италии, известен в Китае и Америке, однако в Японии не обнаружен. В Японии, очевидно, его замещает близкий вид — *C. formicagum*, описанный И. Кобаяши (Kobayasi, 1941). У нас в стране на муравьях известны еще два вида — *C. unilateralis* и *C. unilateralis* var. *clavata* —, но самым распространенным можно считать *C. myrmecophila*.

И. Кобаяши ранее высказывал предположение, что синонимом этого вида является *C. derokenensis* (Kobayasi, 1941). Оно подтвердилось при изучении образцов, собранных в Новой Гвинее, где этот вид достаточно распространен (Kobayasi, Shimizu, 1976).

Совсем недавно (Papierok, Charpentie, 1982) установлена анаморфа *C. myrmecophila*. Считают, что это *Tilachlidiopsis catenulata* Papierok, Charpentie, описанный как новый вид.

C. neo-volkiana Y. Kobayasi (рис. 67), Sc. Rep. Tokyo, Bunnr. Daig. 1941; 169, fig. p. 170. Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974: 114.

Мицелий на поверхности пораженной куколки распространен небольшими участками, в основном у основания стром, белый, войлочный. Внутри выполняет полость, мумифицируя ее и превращая в склероций. Гифы бесцветные, тонкостенные, 2—4,2 мкм толщ., клетки склероция булабовидные, 30—40 × 5—8 мкм, на вершине притупленные, у основания расширенные. Строма одиночная или у основания разветвленная, 13—18 мм выс., до 3 мм толщ., желтых оттенков, мясистая, плотная, выходит между сегментами брюшного отдела, хорошо разделяется на плодущую часть и ножку. Плодущая часть верхушечная, яйцевидная, сплюсненно-шаровидная или клубневидная, 3—6 мм выс., 4—6 мм в диам., лимонно-желтая, грязно-желтая, с еле выступающими точечками устьиц созревающих перитецпев. Ножка цилиндрическая, 5—12 мм выс., 2,5—3 мм толщ., прямая, плотная, гладкая, светло-желтая, более тусклая, чем плодущая часть, с возрастом темнеет и становится серо-желтой или светло-коричнево-желтой. Центральная часть стромы белая, состоит из тонкостенных слабосептированных, продольно расположенных и почти не переплетающихся гиф 2—7 мкм шир. Последующий слой плодущей части представляет типичную псевдопаренхиматическую ткань из пузыревидных клеток 2,5—5,5 мкм выс., кортекс отсутствует. Поверхностный слой ножки в отличие от такового плодущей части состоит из желтых удлиненных гиф 3—4—6,3 мкм шир., булабовидно расширенных на вершине, образующих перидий до 35—50 мкм выс. Перитецции погруженные, яйцевидные или эллиптические, 340—460 × 140—165 мкм, прямо расположенные, на вершине с небольшим сосочком 30—35 мкм выс., тонкостенные, с охристыми стенками 11—17 мкм толщ. Аски цилиндрические, 230—300 × 9—10 мкм, к вершине расширяющиеся в шаровидную головку 4—5 мкм шир., 4,2—4,6 мкм выс., к основанию утончающиеся. Аскоспоры нитевидные, почти такой длины, как аски, 1,7—2 мкм толщ., распадаются на отдельные клетки, цилиндрические, с обеих сторон усеченные, 2,8—8 мкм (обычно 4,2—6,5 мкм) дл.

Анаморфа — *Hirsutella neo-volkiana*.

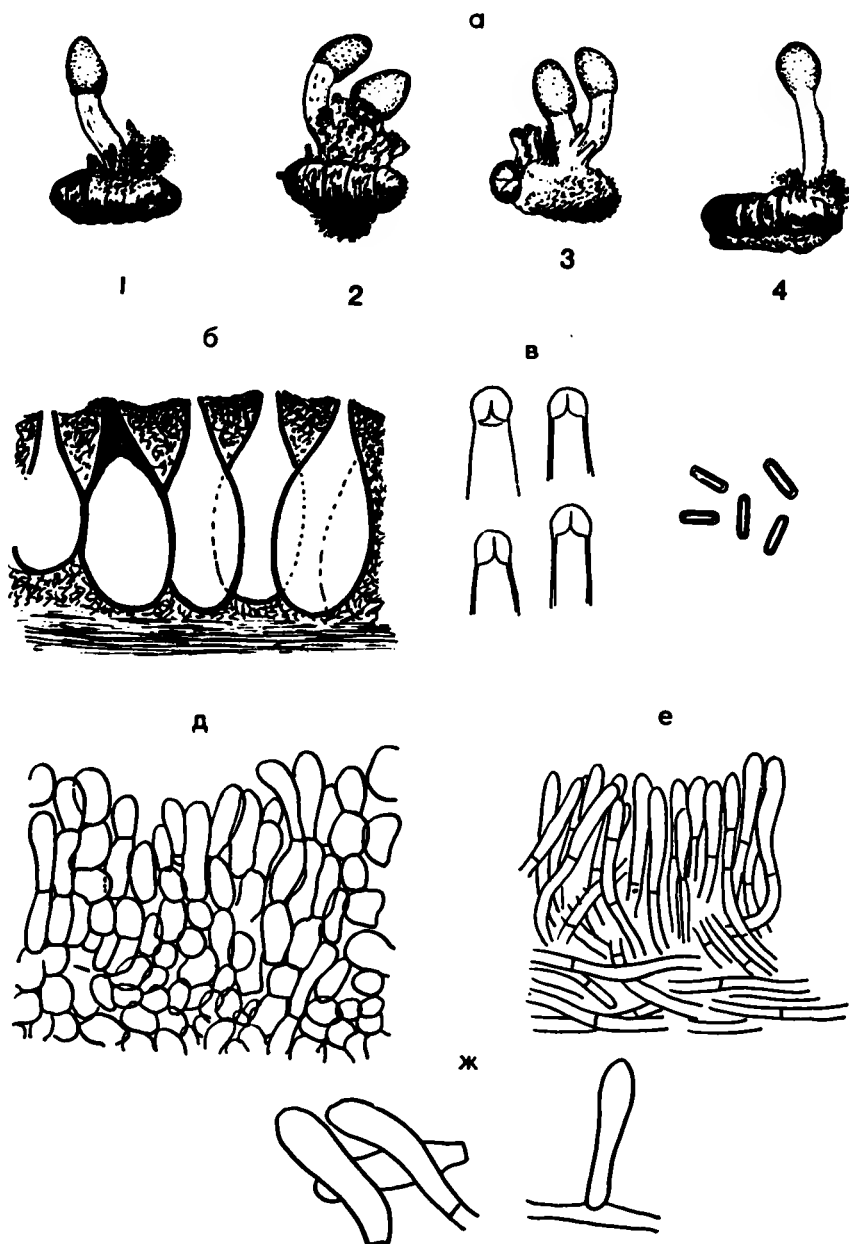
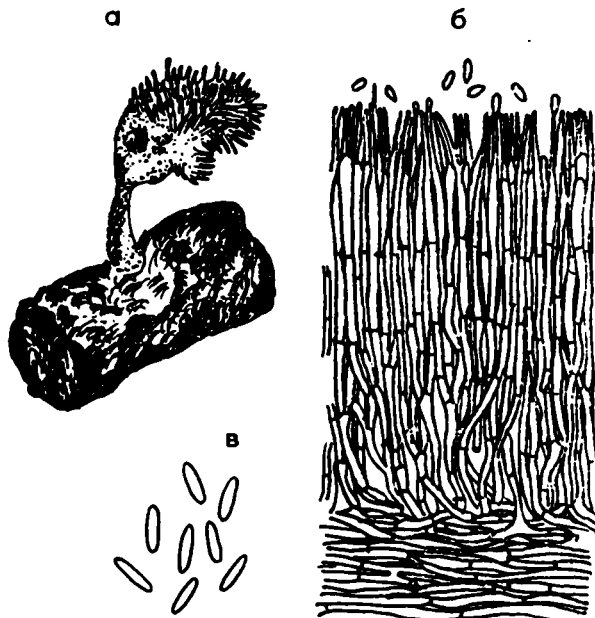


Рис. 87. *Cordyceps neo-volkiana*:

а — общий вид: 1 — ориг. ($\times 1$), 2—4 — по Kobayasi, 1941; б — продольный срез через перитеции ($\times 8$); в — головки асков ($\times 1100$); г — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$); д — поверхностный слой плодовой части ($\times 720$); е — поверхностный слой ножки ($\times 720$); ж — удлиненные клетки склеротия ($\times 720$) (б—ж — по Kobayasi, 1941).

Рис. 68. *Hirsutella neo-volkiana*:

а — внешний вид ($\times 2$), **б** — гимениальный слой ($\times 600$) (**а, б** — по Kobayasi, 1941);
в — отдельные конидии ($\times 1100$).



***Hirsutella neo-volkiana* Y. Kobayasi** (рис. 68), Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 221, fig. p. 222. Коваль, Опред. энтомсф. грибов СССР, 1974 : 192, рис. 139.

Коремии образуются у основания стром, обильные, булабовидные или булабовидно-цилиндрические, простые или неправильно коралловидно разветвленные, до 5 мм выс., до 0,5 мм толщ., белые, при созревании мучнистые, порошащие. Разветвления цилиндрические у основания, а у вершины — пальмовидные, 1,5—2 мм дл., на самом кончике утончающиеся до 200 мкм. Гифы центральной части коремии бесцветные, 2—3,5 мкм толщ. Конидиеносцы формируются на боковых разветвлениях гиф, располагаются плотным гимениальным слоем, желтые, $50-80 \times 1,7-2,5$ мкм, простые или у основания разветвленные, с 4—5 перегородками. Фиакиды ампуловидные или почти веретеновидные, к вершине утончаются, $10-40 \times 1,5-3$ мкм, бесцветные. Конидии эллиптические или удлиненно-яйцевидные, $2,4-4,2-15,5 \times 1-1,5-2$ мкм. Между конидиеносцами в гимениальном слое имеются парафизы 40—50 мкм дл., с расширяющейся верхушечной клеткой до 2,5—3,5 мкм, с 3—4 перегородками.

На личинках жуков (Scarabeidae, Coleoptera), во влажных смешанных лесах, вблизи от моря, в июле — августе.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край: Владивостокский, Хасанский р-ны).

Общее распространение: Япония.

Примечание. Вид найден пока только на Дальнем Востоке, причем ареал его ограничен районами, расположенными близко к морю в Японии, где он довольно распространен. Нами обнаружено три образца, но в июле они все

были с еще не созревшими стромами, поэтому описание приводим по авторскому диагнозу.

И. Кобаяши считает этот вид очень близким к *C. volkiana* Moeller, от которого отличается строением перитециальной и конидиальной стром, а также размерами перитециев и асков. Особенно отличия заметны у анаморф; у *C. volkiana* анаморфа также типа *Hirsutella* — *H. volkiana* Moeller. Размеры конидий $5 \times 2,5$ мкм, яйцевидные. *C. volkiana* известен только в Бразилии.

C. nikkoensis Y. Kobayasi (рис. 69), Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941: 134, fig. p. 131. Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974: 112., рис. 97.

Мицелий на поверхности распространен участками, пленчатый, желтоватый, при старении становится бурым, гифы неправильно ветвящиеся, с гранулированным содержимым, 2—7 мкм толщ. Внутри полости пораженной куколки мицелий плотный, бледно-охристый, гифы его тонкостенные, густосептированные, почти бесцветные, 1,5—3,5 мкм толщ., впоследствии превращаются в склероциальную ткань, состоящую из яйцевидных или эллиптических бесцветных клеток $10-12 \times 4-6,5$ мкм. Стромы многочисленные, выступают между крайними сегментами обоих концов куколки, скученные, у основания часто сросшиеся, цилиндрические, волокнисто-мясистые, 1,5—12 см выс., охристых оттенков. Плодущая часть цилиндрическая, 0,5—4 см выс., 1,5—5 мм шир. (обычно 3 мм), иногда немного сплюснутая при высыхании, к вершине сужающаяся, на самой вершине притупленная, охристая, с черными точками выступающих при созревании устьиц перитециев. Ножка немного тоньше плодущей части, такой же консистенции, прямая, 1—8 см выс., 1—4 мм шир., у основания кожистая, с небольшими чешуйками, черная, в верхней части бурая, слабоопушенная. Центральная часть стромы состоит из тонкостенных плотно сросшихся продольных бесцветных гиф 1,7—3 мкм толщ. Верхний слой плодущей части состоит из свободно переплетающихся охристых гиф 1,2—2 мкм толщ., кортекс отсутствует. Ножка имеет более сложное строение: кроме центральной части, у нее хорошо заметен еще один слой, состоящий из бурых гиф 2—3 мкм толщ., с гранулированным содержимым; на самой поверхности гифы предыдущего слоя свободно кончаются, образуя волоски 900—1300 мкм дл., у вершины 2,8—4,2 мкм шир., густосептированные, расстояние между перегородками 10—18 мкм. Перитеции прямые, погруженные, яйцевидные, $460-500 \times 170-270$ мкм, устье 70 мкм выс., 25 мкм шир., с хорошо выраженными, хотя и тонкими стенками 15—20 мкм шир., бурые. Аски цилиндрические, $270-300 \times 5,5-6,5-8$ мкм, головки их приплюснуто-шаровидные 4—4,5 мкм шир., 3—3,2 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, почти такой же длины, как аски, $250-270 \times 1,8-2$ мкм, распадаются на отдельные цилиндрические клетки 6—8,5 мкм дл.

На куколках чешуекрылых (Lepidoptera, Lepiaridae), в лиственных и смешанных лесах, среди опавшей листвы, в августе — сентябре.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край: Владивостокский, Шкотовский, Хасанский р-ны).

Общее распространение: Япония.

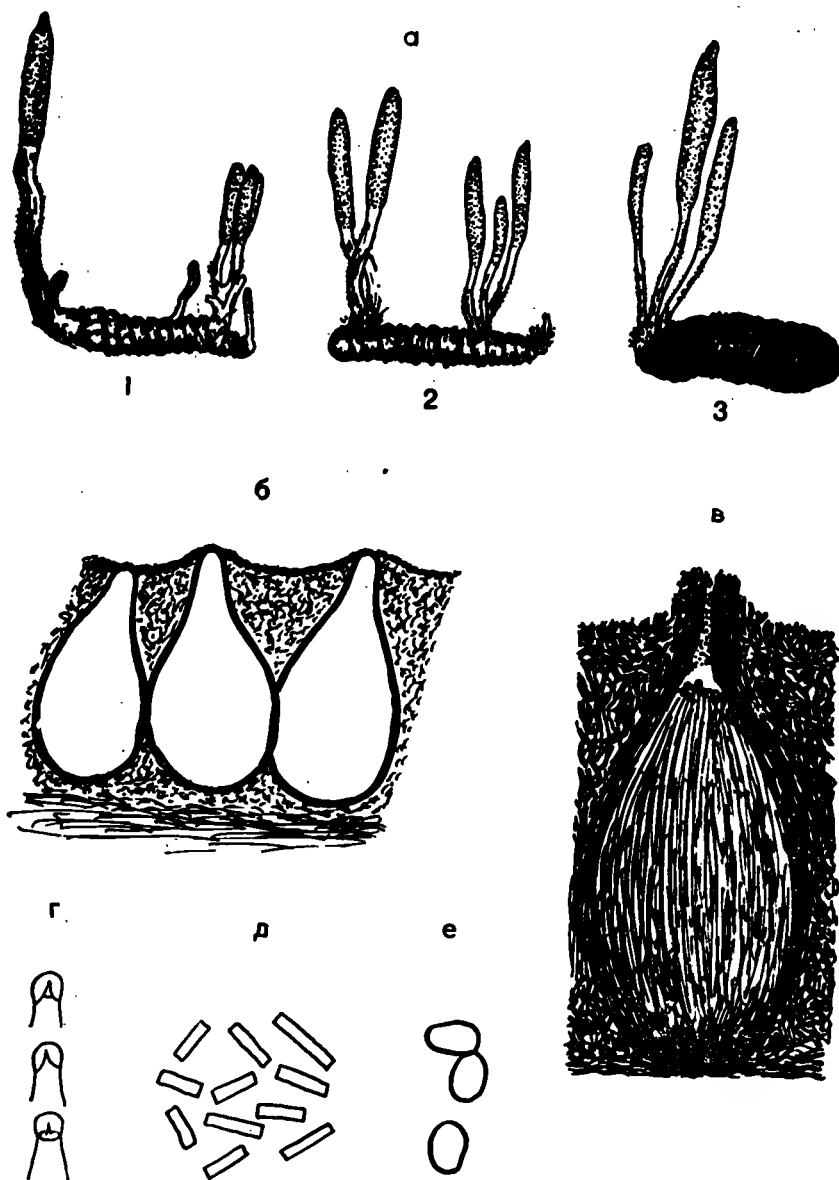


Рис. 69. *Cordyceps nikkoensis*:

а — внешний вид стром: 1 — по Kobayasi, 1941 ($\times 1$), 2, 3 — ориг. ($\times 1$); б — продольный срез через плодущую часть стромы ($\times 75$); в — продольный срез через отдельный перитеций ($\times 135$); г — головки асков ($\times 1100$); д — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$); е — клетки склеротия внутри насекомого ($\times 720$) (е-е — по Kobayasi, 1941).

П р и м е ч а н и е. Вид довольно редкий и, можно считать, эндемичный для Дальнего Востока. Был обнаружен в 1930 г., описан одиннадцать лет спустя И. Кобаяси (Kobayasi, 1941), во с тех пор никем из исследователей больше не упоминался, а сведения о нахождении его в самой Японии в доступной для нас литературе нет.

У нас в стране *S. nikkoensis* найден только в Приморском крае, чаще встречается на юге Хасанского р-на.

S. owariensis Y. Kobayasi (рис. 70), Bull. Biogeogr. Soc. Jap. 1939, 9 : 166, text.-fig. 1C, 2F, 3F, 4F, pl. 2B Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 174, fig. p. 175. Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974: 115, рис. 101.

Мицелий белый, пронизывает внутренние полости пораженного насекомого, а на поверхности заметен только в местах выхода стром. Гифы тонкостенные, разветвленные, густосептированные, 3—4 мкм толщ., гладкостенные, при старении несколько шероховатые. Стромы одиночные, мясистые, цилиндрические, прямые, до 6 см выс., умбровые, отчетливо разделяются на плодущую часть и ножку. Плодущая часть 3—3,5 см выс., 2 мм толщ., цилиндрическая, к вершине шиловидноутончающаяся, со стерильным белым копчиком до 5 мм дл., шероховатая от выступающих устьиц созревших перитециев. Ножка у основания стромы до 3 мм толщ., бугорчатая, покрыта ризоморфами, образованными гифами 1,4—4,2 мкм толщ., на вершине разветвленная, несколько толще, — до 2 мм толщ., одного цвета с плодущей частью. Осевая часть стромы состоит из продольных прямых, очень компактно сросшихся бесцветных гиф 3—4 мкм шир., последующий слой образован также продольными гифами желтоватого цвета, 2,5—3,5 мкм толщ., самый верхний, периферический слой, различен в пределах плодущей части и ножки. Периферический слой плодущей части состоит из продольных, тонких коричневато-желтоватых гиф, до 3 мкм толщ., расположенных плотно, не срастающихся, прямых, слабо переплетающихся, но не образующих кортекса. Периферический слой ножки образован гифами более толстыми — до 7 мкм толщ., рыхлыми, часто переплетающимися, также коричневато-желтоватого цвета. Перитеции глубоко погруженные, косо расположенные, ампуловидные, $460-530 \times 200-270$ мкм, с выпрямляющейся шейкой, стенки перитециев отчетливо дифференцированы, бледно-охристые, 18—23 мкм толщ. Аски цилиндрические, к основанию сужающиеся, прямые, 8-споровые, $300-370 \times 4-4,3$ мкм, к вершине расширяющиеся в приплюснuto-шаровидную головку 3—4 мкм выс. Аскоспоры питевидные, $270-320 \times 1,5-2$ мкм, с многочисленными перегородками, еще в аске распадаются на отдельные клетки 4,2—5,6 мкм дл.

На личинках цикад (Cicadidae, Hemiptera), в долинных лесах, с июля по сентябрь.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край: Майхипский и Хасанский р-ны).

Общее распространение: Япония.

П р и м е ч а н и е. Вид принадлежит к редко встречаемым и кроме Японии пока нигде не обнаружен, но в Приморье встречается на цикадах, так же, как *S. sobolifera* и *S. kobayasi*.

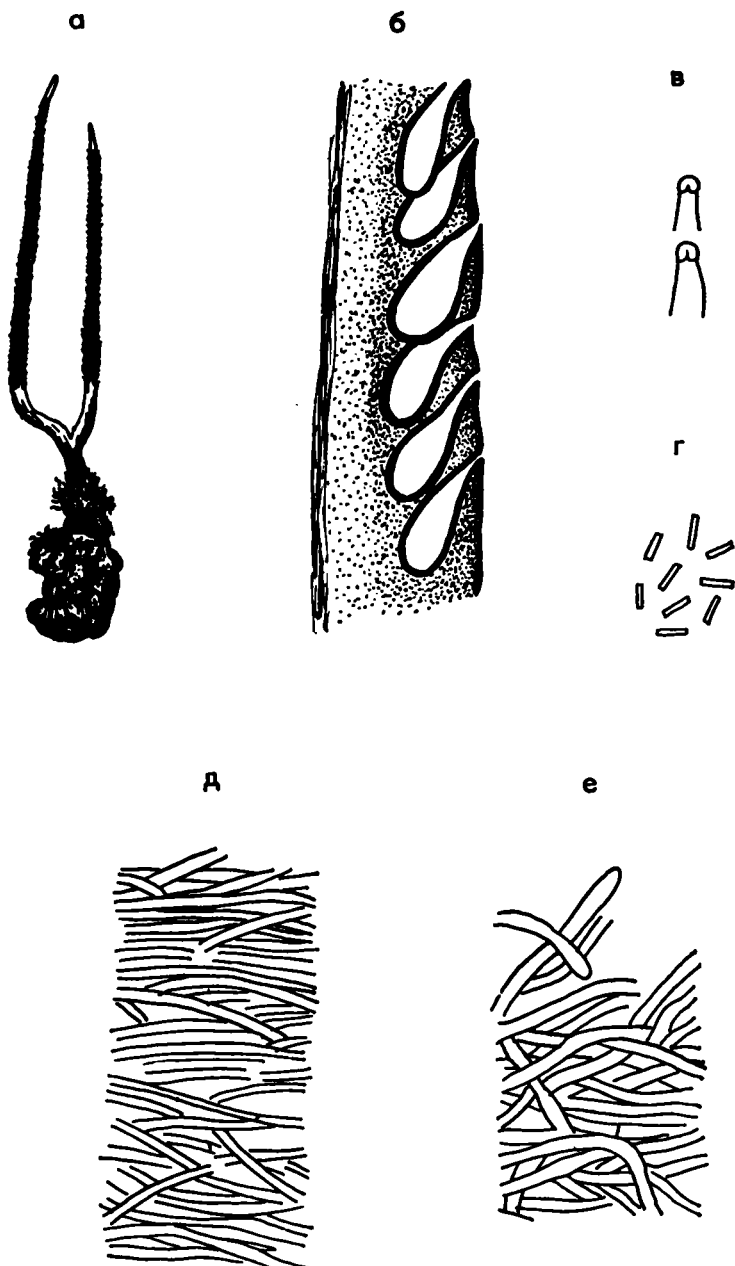


Рис. 70. *Cordyceps owariensis*:

а — внешний вид стромы ($\times 1$); б — продольный срез через перитеции ($\times 35$); в — головки асков ($\times 1100$); г — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$); д — периферический слой плоющей части ($\times 720$); е — периферический слой ножки ($\times 720$) (е—е — по Kobayasi, 1941).

Автор вида П. Кобаяши (Kobayasi, 1941) отмечает, что он наиболее близок к *Cordyceps coxii* Olliff, от которого отличается расположением перитециев. Вид также сходен с *C. opicada*, который изображен на рисунке Дж. Вествуда (Westwood, Gard. Chron., May 2, 563, 1891) из Ямайки, но описание настолько лаконичное, что определенных выводов сделать нельзя. Под названием *C. cicadae* известен еще один вид, описанный Геннигом (Hennings, Engler's Bot. Jahrb., 1897, v. 23, p. 539) в Камеруне (Африка), близкий к *C. owariensis*, но описание его также не совсем полное и не позволяет сделать какие-либо выводы. Необходимо отметить, что у этого вида раздвоенные стромы, очевидно, является стабильным признаком. Все четыре экземпляра, собранные нами в разное время и в разных местах, совсем не различались.

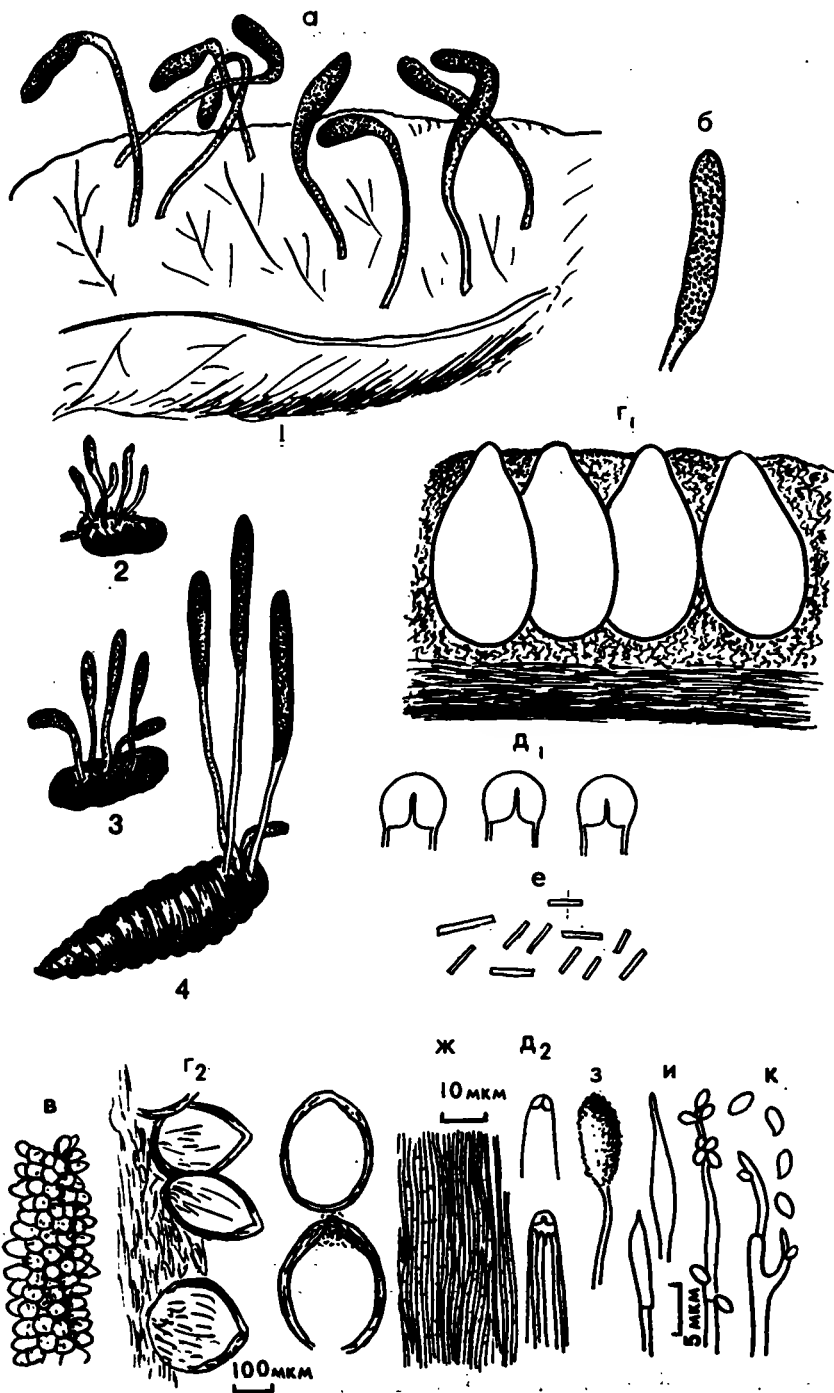
C. polyarthra Möller (рис. 71), Phyc. u. Asco., 1901: 213, pl. 6, fig. 83. Saccardo, Syll. Fung., 1902, 16 : 614; Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1933, 18 : 52- Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941: 96; Journ. Jap. Bot., 1979, 54, 11 : 329, fig. 7; Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo, 1981, 7, 1 : 9, fig. 10C, 12; Mains, Mycologia, 1958, 50, 2 : 194, fig. 22; Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 105, рис. 81.

Syn. *Cordyceps caespitoso-filiformis* Henn., Hedwigia, 1902, 16 : 11. Saccardo, Syll. Fung., 1905, 17, 822; *Cordyceps subpolyarthra* Henn., Hedwigia, 1902, 16 : 12; Saccardo, Syll. Fung., 1905; 17 : 822; *Cordyceps bombi* Rick. ex Lloyd. Myc. Writ., 1920, 6 : 914, pl. 142, fig. 1626, 1627; *Cordyceps concurrens* Lloyd, Myc. Writ., 1922, 7 : 1180, pl. 232, fig. 2370—2371.

Мицелий на поверхности почти незаметен, даже в местах выхода стром, выполняет полость куколки, со временем мумифицируя ее, гифы в массе светло-кремовые, тонкостенные, густосептированные, 1,5—2 мкм толщ. Стромы многочисленные, выходят между сегментами из разных частей куколки, 15—60 мм выс., обычно 20—30 мм, удлинненно-булавовидные, простые, хорошо разделяются на плодущую часть и ножку. Плодущая часть верхушечная, цилиндрическая или удлинненно-булавовидная, 0,5—1,5 мм толщ., занимает $\frac{1}{3}$ всей стромы, ярко-желтая с точками красно-коричневого цвета от выступающих устьиц перитециев. Ножка 0,3—0,4 мкм толщ., светло-желтая, становящаяся коричнево-красной, гладкая, ровная, иногда согнутая. Центральная осевая часть стромы состоит из продольных плотно переплетающихся коричневых гиф 6—7 мкм толщ. Паритецальный слой незначительный, до 40 мкм толщ., состоит из светло-желтых гиф 3—4 мкм толщ., верхний слой рыхлый, образован переплетающимися бесцветными или слегка желтоватыми гифами 3—4 мкм толщ., кортекс отсутствует. Перитеции скученные, прямые, погруженные, выступают на поверхность только устьицами при созревании, яйцевидные, 250—450 × 125—250 мкм, коричневые, с хорошо дифференцированными стенками до 25 мкм толщ. Аски цилиндрические, 150—260 × 3—4 мкм, на вершине расширяющиеся в

Рис. 71. *Cordyceps polyarthra*:

а — внешний вид стром: 1 — по Mains, 1958 (× 2,5); 2 — 4 — орг. (× 1); б — плодущая часть стромы, (× 7); в — фрагмент плодущей части стромы, по Kobayasi, 1980 (× 18); г — продольный срез через перитеции: 1 — орг. (× 75), 2 — по Kobayasi, 1980; д — головки асков: 1 — орг. (× 90), 2 — по Kobayasi, 1980; е — отдельные клетки аскоспор (× 900); ж — продольный срез через перидий; з — отдельная коремия ж × 6,5; и — фиаиды; к — конидии (ж—к — по Kobayasi, 1980).



полушаровидную головку 1,5—2 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, 1—1,5 мкм толщ., с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные цилиндрические клетки 4—6 мкм дл.

Анаморфа — *Paecilomyces tenuipes*.

Paecilomyces tenuipes (Peck) Samson (рис. 72), *Studies in Mycology*, 1974, 6 : 49.

Syn.: *Isaria truncata* Pers., *Comment. Fung. clavaer.*, 1822, 99 : 1797 et *Mycol. eur.*, 1822 : 44; *Isaria tenuipes* Peck, *Rep. N. Y. St. Bot.*, 1879 : 49; *Isaria arachnicida* Speg., *Ann. Mus. nac. Hist. nat. B.* 1889, Aires 6 : 345; *Isaria argentina* Speg. *An. Mus. nac. Hist. nat. B.* Aires, 1889, 6 : 345; *Isaria suffriticosa* Cooke et Masee, *Grevillea*, 1890, 19 : 45; *Isaria dussii* Pat., *Bull. Soc. mycol. Fr.*, 1900, 16 : 187; *Isaria palmattifida* P. Henn., *Hedwigia* (Beiblatt) 1902 41 : 65; *Isaria ochracea* Boudier, *Bull. Soc. mycol. Fr.*, 1903, 19 : 197; *Spicaria ochracea* (Boudier) Vuill., *Bull. trimestr. Soc. mycol. Fr.*, 1911, 27 : 76, *Penicillium* (*Spicaria ochraceum* (Boudier) Biourge, *La Cellule*, 1923, 33 : 104; *Gibellula eximia* Hohnel, *Sber. k. Akad. Wiss. Wien*, 1907, 83 : 37; *Isaria peckoltii* Lloyd, *Mycol. Writings*, 1919, 6 : 884; *Isaria yokohamensis* Y. Kobayasi, *Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig.* 1941 : 237; *Spicaria heliothis* Chalres, *Phytopathology*, 1938, 28 : 97; *Paecilomyces heliothis* (Charles) Brown et Smith, *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1957, 40, 1 : 75.

Коремии на насекомых многочисленные, простые или вилообразно и неправильно разветвленные, 1—3,5 см выс., 0,2—0,5 см толщ., реже до 5 см выс., желтые, иногда с желто-зеленой ножкой, в более старых экземплярах ножка обычно желто-коричневая до коричневой. Плодущая часть верхушечная, белая или желтая, с порошащим палетом. Фиалиды с шаровидной базальной частью и тонкой шейкой. Конидии цилиндрические, прямые или в разной степени согнутые, 2—7 × 1—2,5 мкм (эллиптические, 2—2,5 × 1—1,5 мкм, по Mains, 1958), бесцветные.

Колонии на мальц-агаре растут медленно, достигая при 25 °C на 14-й день только 2—3 см. Мицелий тонкойлочный, с многочисленными конидиеносцами, которые придают колонии порошащий вид. Цвет колоний варьирует — сначала белые, потом кремовые, очень скоро становящиеся темно-желтыми с винным оттенком (Vinaceous buff, Ridgway, pl. 40) или розовато-темно-желтыми (Pinkish buff, Ridgway, pl. 23). У свежих изолятов образуются коремии 3—5 см выс. Реверзум кремовый или желтый. Запах отсутствует или типичный грибной. Вегетативные гифы бесцветные или желтые, с гладкими стенками, 0,5—3 мкм шир. Конидиеносцы прямые, образуются на более глубоко расположенных гифах, гладкостенные, бесцветные, одиночные или в коремияльных пучках, 90—120 × 2,5—4,0 мкм, вертициллатно разветвленные, на концах с мутовками фиалид по 26 в каждой мутовке. Фиалиды 4,5—6,2 × 2,5—3,2 мкм с шаровидным основанием, сужающиеся к вершине в шейку 0,5 мкм шир. Конидии цилиндрические, обычно согнутые, гладкие, бесцветные, одноклеточные, 3—7,5 × 2,0—2,5 мкм, или двухклеточные, 6—12 мкм дл.

На куколках чешуекрылых (Lepidoptera) в долиньных лесах,

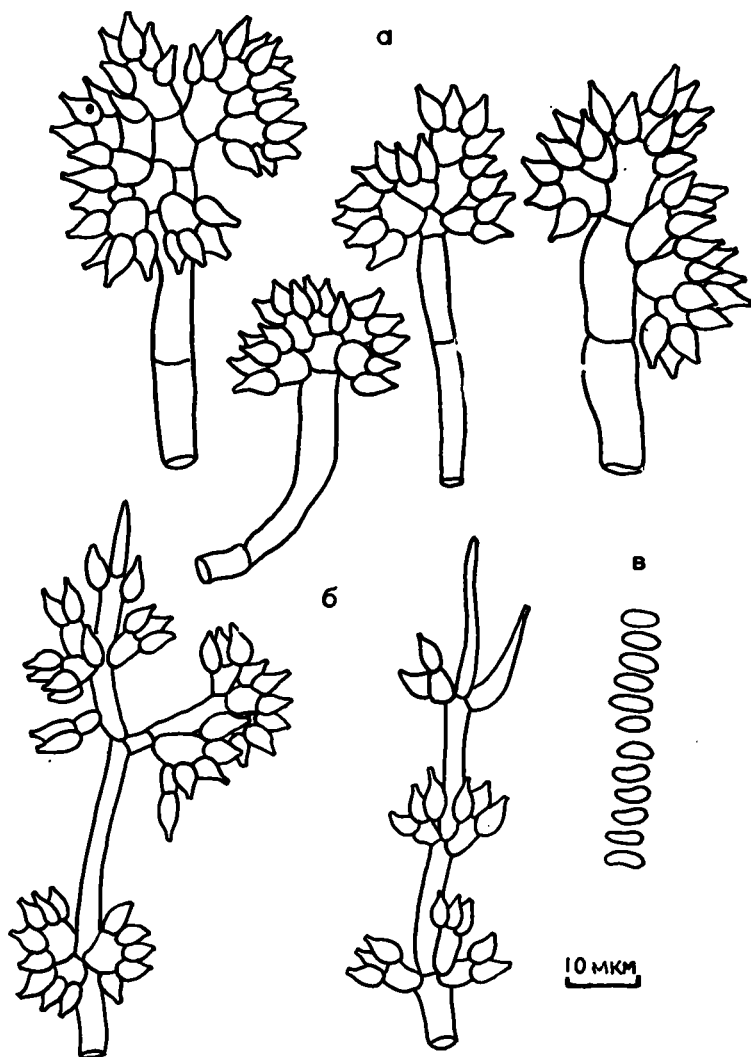


Рис. 72. *Paecilomyces tenuipes* (no Samson, 1974):
 а — конидиеносцы с естественных субстратов; б — конидиеносцы культур,
 выращенных на искусственных средах; в — конидии.

а также в небольших углублениях на южных склонах сопок до 800 м н. у. м., в разных типах леса, с июля по сентябрь.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край: Владивостокский, Шкотовский, Майхинский, Хасанский р-ны), только телеоморфа.

Общее распространение: Южная и Северная Америка.

Примечание. Вид, довольно часто встречающийся в Приморье, может считаться одним из обычных. По нашим данным, стромы варьируют в

размерах в зависимости от мест обитания. Автор вида Мюллер указывает размер стром 5—5,5 см (Moeller, 1901), а Э. Мейнс — 1,5—2 см (Mains, 1958). Однако в остальном никаких отклонений от основного диагноза нет.

Синонимика этого вида, как и других часто встречающихся видов, не совсем ясна. Т. Петч (Petch, 1933) синонимами его называет *C. subpolyarthra* Henn., *C. caespitosafiliformis* Henn., *C. concurrens* Lloyd и *C. fasciculata* Pat. И. Кобаяши (Kobayasi, 1941) не считает *C. fasciculata* его синонимом, и это мнение поддерживает Э. Мейнс, основываясь на просмотре типового образца, хранящегося в Faglow Herbarium, так как строма у него красного цвета и дихотомически разветвленная (Mains, 1958). Однако сам Э. Мейнс приводит только один синоним этого вида — *C. michaelisii*, хотя в примечании высказывает предположение, что все выше перечисленные виды являются его синонимами, а также *C. michallisii* Henn (Hennings, 1902) и *C. exasperata* Vital (Vital, 1956), которые отличаются от *C. polyarthra* только размерами стром.

Не совсем ясна видовая принадлежность анаморфы этого вида. Т. Петч (Petch, 1933) с уверенностью считал анаморфой *Isaria dussii* Pat. Однако Р. Самсон (Samson, 1974) относит ее к синонимам *Paecilomyces tenuipes* (Peck) Samson, добавляя еще ряд видов. С этим мы не можем согласиться, поскольку в данном случае отнесена к синонимам *Isaria japonica* Yasuda, телеоморфу которой — *C. takaomontana* Yakusiji et Kumazawa — никто не считает синонимом *C. polyarthra*. В последней работе по ревизии этого вида И. Кобаяши очень странно описывает его анаморфу (Kobayasi, 1979). Сначала указывает *Isaria dussii* Pat. и приводит ареал для этого вида (включая СССР), а после описания диагноза *C. polyarthra* опять выделяет абзац «Ковидиальная стадия», в котором приводит описание *Sporotrichum* sp. без дополнительных комментариев. Нам кажется, что решать этот вопрос преждевременно, к тому же необходимо доказать безусловную связь обнаруженных анаморф, поскольку не исключено, что *Sporotrichum* sp. может оказаться просто гиперпаразитом.

C. pruinosa Petch (рис. 73), Trans. Br. mycol. Soc., 1924, 10 : 38, pl. 1, fig. 1: Trans. Br. mycol. Soc., 1933, 18 : 52. Lloyd, Myc. Writ., 1925, 7 : p. 1350. Teng, A contr. knowledge higher fungi China, 1939 : 187. Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 105, fig. p. 106, Journ. Jap. Bot., 1979, 54, 1 : 330, fig. 8. Moureau, Lejenia, 1961, 15 : 25, pl. 3, fig. 9a, b. Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 106, рис. 83.

Syn.: ? *Cordyceps mitrata* Pat., Bull. Soc. Myc. France, 1898, 14 : 196; Saccardo, Syll. Fung., 1902, 16 : 612; *Cordyceps militariformis* Yakusiji et Kumazawa, cit. Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 105.

Мицелий выступает на поверхность пораженного насекомого только у основания стром. В полости куколки образуется склероций, верхние слои тканей которого состоят из бесцветных тонкостенных гиф 1—3 мкм толщ. и отдельных клеток веретеновидной или пузыревидной формы, 5—10 мкм толщ.

Стромы одиночные или раздвоенные у основания, иногда разветвленные (4—5 разветвлений), 10—22 мм выс., коралловые, киноварно-красные, красновато-оранжевые, прямые или слегка изогнутые, хорошо разделяются на плодущую часть и ножку. Плодущая часть верхушечная, цилиндрическая, частично латеральная, но не ярко выраженная, 5—7 мм выс., 1—1,5 (2) мм толщ., с тупой верхушкой. Перитеции скученные, прямые, сначала полупогруженные, при созревании выступающие на поверхность, яйцевидные или почти грушевидные, 300—400 × 130—200 мкм. Ножка нежная, тоньше плодущей части, цилиндрическая, прямая или изогнутая, 5—10 мм дл., 0,5—1 мм толщ., голая, только у основания покрыта

волосками, образующими опушение до половины ножки. Волоски представляют собой рыжевато-красноватые выросты гиф парietального слоя стромы, 1,8—4,2 мкм толщ., извилисто многократно закрученные. Внутренняя часть стромы состоит из тонкостенных, темно-красных гиф, 1,5 мкм толщ.

Аски цилиндрические, 130—160 × 2,8—3,5 мкм, с полушаровидной головкой 2—2,5 мкм толщ. и 1,4—1,6 мкм выс.; аскоспоры распадаются на отдельные цилиндрические клетки 4—4,5(5) × 0,7—1 мкм.

На коконах и куколках чешуекрылых (Lepidoptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Япония, Китай, о-в Шри-Ланка, Африка (Конго).

Примечание. Вид довольно распространен в Японии; более тщательное исследование позволяет составить четкое представление о его объеме. Интересно, что размеры экземпляров, собранных в условиях Приморского края и Японии, всегда больше совпадают, чем размеры африканских. И в данном случае Ж. Моро (Mougeau, 1961) приводит для стром интервалы 25—30 мм, для перитецев — 300—400 × 150—200 мкм (т. е. несколько шире), для асков — 200—300 × 3—4 мкм (а не 170—190 мкм, как у восточноазиатских образцов), а длина отдельных клеток — 6—10 мкм, (т. е. почти вдвое длиннее). Поскольку остальные признаки совпадают, считаем возможным отнести разницу размеров к географической изменчивости, что вполне обосновано.

C. sobolifera (Hill) Berk. et Br. (рис. 74), Journ. Linn. Soc., 1875, 14: 110. Saccardo, *Michelia*, 1879, 1: 320, et Syll. Fung., 1883, 2: 1883; Cooke, *Veg. Wasps*, 1892, 285; Massee, *Ann. Bot.*, 1895, 9: 13; K. Hara, *Nawa's Insect, World*, 1913: 193 et *Bot. Mag. Tokyo*, 1914, 28: 345; et Honzo 1932, 6: 130; Kawamura, *Illustr. Jap. Fungi*, 1914, 12, fig. 1, et *Jap. Fungi*, 1929, 11 et *Bot. Mag. Tokyo*, 1930, 196, pl. II, fig. 6—23; Lloyd, *Myc. Writ.*, 1915, 6: 529, fig. 721, p. 568; Let. 53, p. 9; Let. 56, p. 12, fig. 717, 1915; Yamaguti, *Nawas Insect World*, 1921: 286; Teng, *Biol. Lab. Sc. Soc. China*, 1932, 7: 1, 54, et *Sinensia*, 1932, 6: 290, fig. 14; Petch, *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1933, 18: 64; Y. Kobayasi, *Bull. Biogeogr. Soc. Jap.* 1939, 9: 161, text-fig. 1E, 2D, 3D, 4D, 12, 13, pl. II D; Y. Kobayasi, *Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig.*, 1941: 128; Mains, *Mycologia*, 1958, 2: 195.

Syn.: *Clavaria sobolifera* Hill. ex Watson et Hill., *Phil. Trans. Roy. Soc.* 1763, 53, 271; 23; Müller, *Nov. Act. Acad. Nat. Cur.* 1770, 4: 219, pl. VII fig. 6 et Rozier's *Observ. Physique* ed. 2, 1777 1: 153 pl. II fig 6; *Sphaeria sobolifera* Berk., *Hook Lond. Journ. Bot.* 1843: 2: 207; *Torrubia sobolifera* Tul. *Sel. Fung. Carp.*, 1865, 3: 40, pl. I fig. 32, 33; *Cordyceps voeltzkowii* Henn., Voeltzkow, *Reise Ostafrika*, 1908, 3: 29, pl. II fig. 22; Saccardo, *Syll. Fung.*, 1913, 22: 511; *Cordyceps gracilis* Dur. et Mont. sensu Petch, *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1924, 10, pl. I, fig. 2; *Cordyceps shiraiana* Henn. mss. in *Herb. Berlin*.

Мицелий выходит на поверхность только у основания стром, белый, кремоватый, пушистый или войлочный, состоит из разветвленных густосептированных гиф 1,8—4 мкм толщ. Стромы одиночные, реже по 2, булабовидные или цилиндрические с заостренной

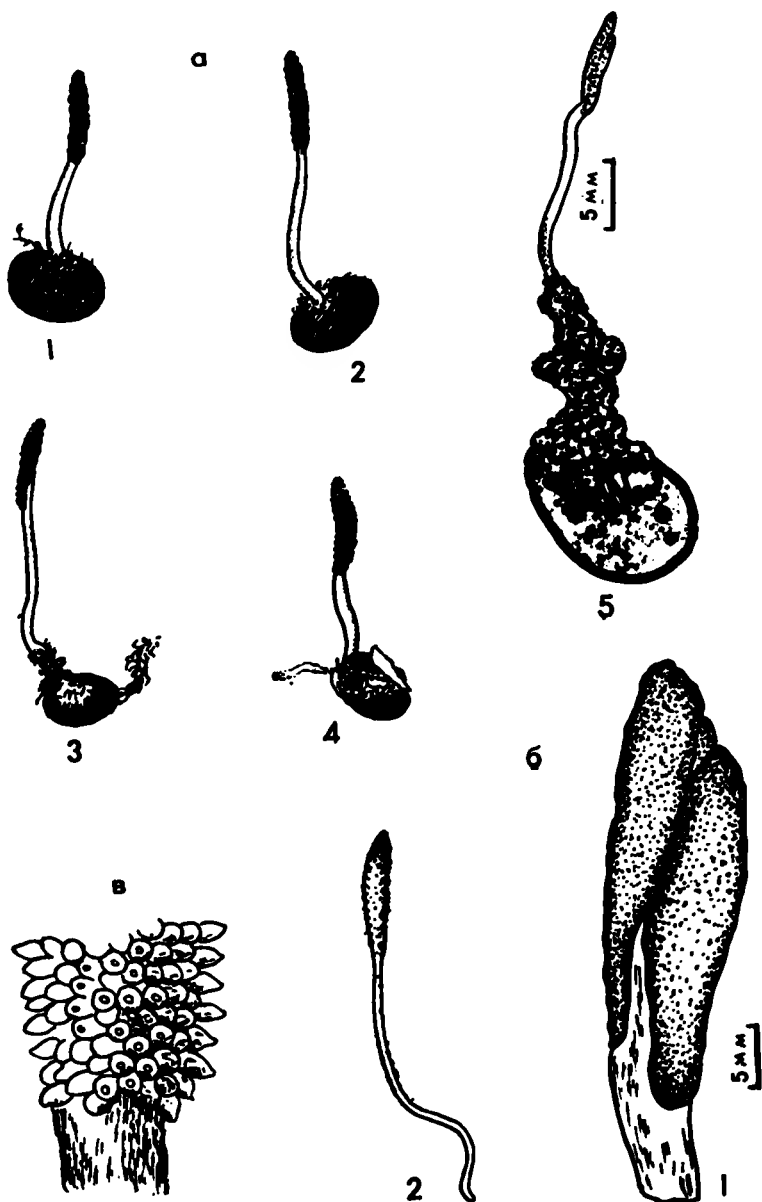
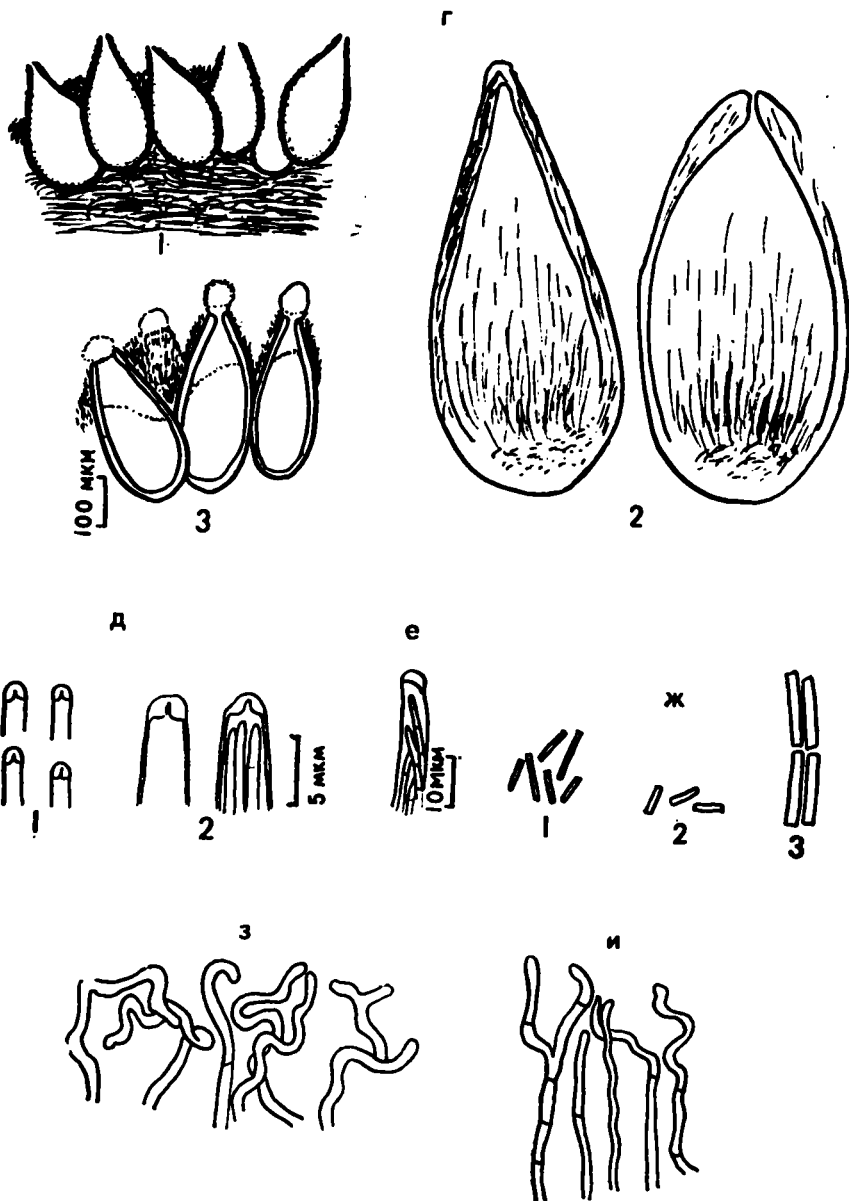


Рис. 73. *Cordyceps*

a — внешний вид стром: 1, 2 — orig. ($\times 1$), 3, 4 — по Kobayasi, 1941 ($\times 1/2$), 5 — по Mou
 6 — фрагмент плодущей части стромы, по Kobayasi, 1980 ($\times 20$); *б* — продольный срез через
 головки асков: 1 — по Kobayasi, 1941 ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, 1980; 3 — аска с воско
 Kobayasi, 1941 ($\times 1100$), 4 — по Kobayasi, 1980; 5 — волоски опушения ножки,



pruinosa:

geau, 1961; б — плодущая часть стромы: 1 — по Mougeau, 1961; 2 — по Kobayasi, 1980; группу перитециев: 1 — orig. ($\times 50$), 2 — по Kobayasi, 1941, 3 — по Mougeau, 1961; в — порам, по Mougeau, 1961; ж — отдельные клетки аскоспор: 1 — по Mougeau, 1961, 2 — по Kobayasi, 1941 ($\times 720$); и — гифы плодущей части, по Kobayasi, 1941 ($\times 720$).

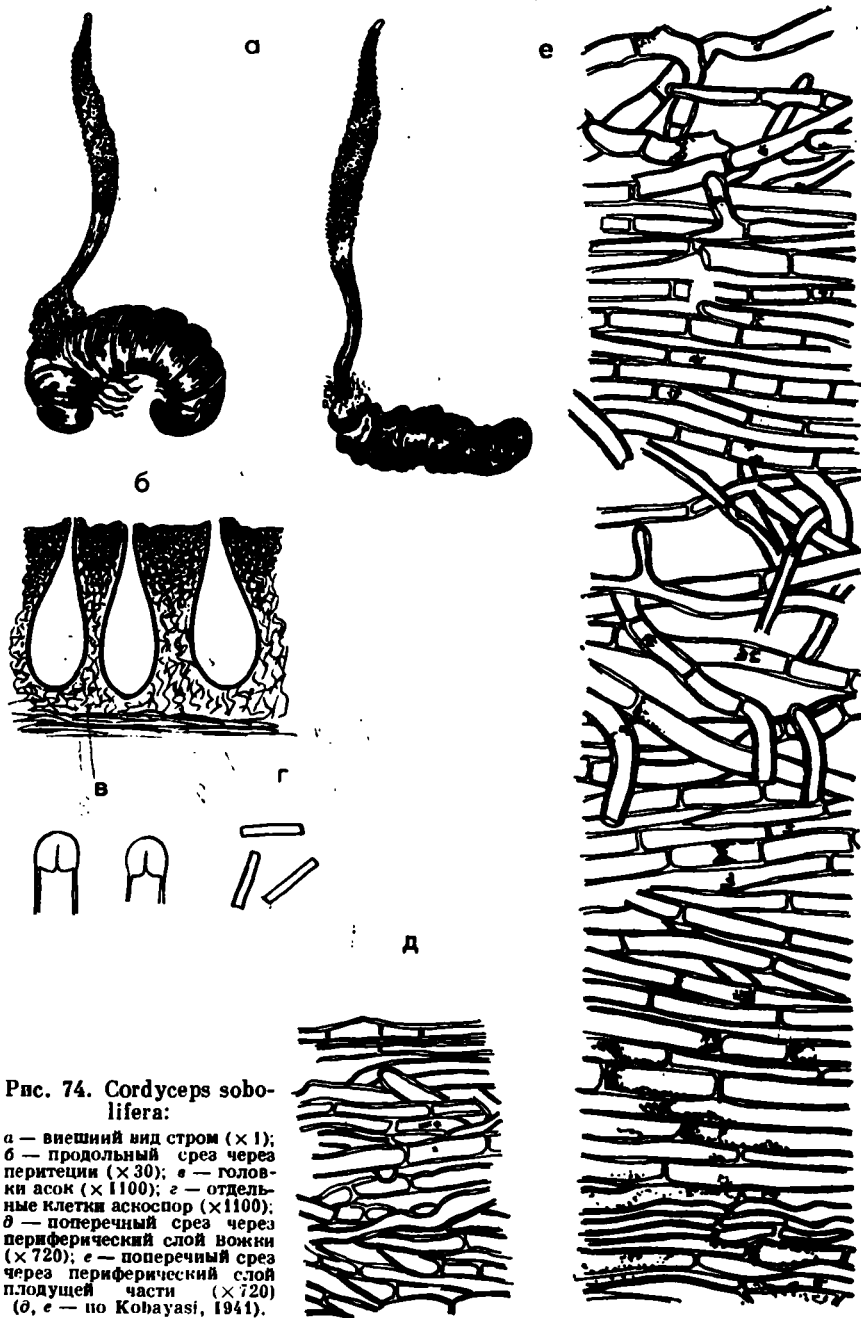


Рис. 74. *Cordyceps sobolifera*:

а — внешний вид стромы ($\times 1$);
 б — продольный срез через перитезии ($\times 30$); в — головки асков ($\times 1100$); г — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$);
 д — поперечный срез через периферический слой воюки ($\times 720$); е — поперечный срез через периферический слой плодущей части ($\times 720$)
 (д, е — по Kobayasi, 1941).

верхушкой, 2—8 см выс., 2—6 мм толщ., темно-желтые, цвета светлой буйволовой кожи, красновато- или пурпурно-коричневые. Плодущая часть верхушечная, иногда с небольшим до 1 мм стерильным кончиком, занимает $\frac{2}{3}$ стромы, в самом широком месте до 6 мм толщ., сужается к вершине и к основанию, почти одноцветная с ножкой, отличаясь лишь при созревании перитециев, которые выступают на поверхность в виде темно-коричневых точек. Ножка гладкая, слегка морщинистая, прямая или изогнутая у основания, сужающаяся до 2 мм. Центральная осевая часть стром состоит из уплотненных, продольных, слегка переплетающихся бесцветных или в массе коричневых гиф, последующий парietальный слой плодущей части образован рыхло расположенными свободно переплетающимися бледно-бурыми гифами 2—5,6 мкм толщ., с утолщенными оболочками, а ножки — бесцветными тонкостенными, 2,8—6,3 мкм толщ., занимает 130—165 мкм. Самый поверхностный слой плодущей части состоит из свободно переплетающихся коричневых гиф, не образующих кортекса. Перитеции прямые, погруженные, лишь при созревании выступают устьицами, ампуловидные, конические или удлинено-яйцевидные, 500—720 × 170—250 мкм (500—600 × 220—260 мкм, по Kobayasi, 1941), с хорошо дифференцированными коричневыми стенками, 20—25 мкм толщ., устьице цельное. Аски цилиндрические, 400—470 × 5,6—6,3 мкм (300—400 × 5—7 мкм, по Kobayasi, 1958), к основанию суженные, к вершине расширяющиеся в шаровидную головку 4,8—5,2 мкм в диам. (4 мкм, по Mains, 1958). Аскоспоры нитевидные, почти такой же длины, как аски, 1—1,3 мкм шир. (1—1,5 мкм, по Mains, 1958), с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные клетки 6—12 мкм дл.

Анаморфа — *Paecilomyces cicadae*.

Paecilomyces cicadae (Miquel) Samson (рис. 75), *Studies in Mycology*, 1974, N 6 : 52.

Syn.: *Isaria cicadae* Miquel, *Bull. Sci. phys. nat. neerl*, 1838 : 86 (basionym); *Cordyceps cicadae* (Miquel) Masseur, *Ann. Bot.* 1895, 9 : 38; Petch, *Trans. Brit. mycol. Soc.*, 1933, 18 : 48; Mains, *Bull. Torrey bot. Club*, 1951, 78 : 122 et *Mycologia*, 1958, 50, 2 : 196. *Sphaeria basili* Taylor, *New Zealand and Its Inhabitants*, 1844 : 424. *Isaria basili* (Taylor) Y. Kobayasi, *Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig.*, 1941 : 244. *Sphaeria sinclairii* Berk. *Hook Fl. New Zealand*, 1855, 2 : 338 et *Introd. Crypt. Bot.*, 1857 : 83, fig. 17. *Cordyceps sinclairii* (Berk.) Sacc., *Syll. Fung.* 1883, 2 : 577; Cooke, *Veg. Wasps*, 1892 : 280, fig. 43—45; Olliff, *Agricult. Gaz. New South Wales*, 1895, VI, 410; Cunningham, *Trans. Proc. New Zealand Inst.*, 1921, 53 : 375, pl. 62, fig. 2. *Isaria sinclairii* (Berk.) Lloyd, *Mycol. Writ.* 1923, 7 : 1179 et 1923 : 1197 fig. 2447; Petch, *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1924 : 10, 39, fig. 1; Y. Kobayasi, *Bull. Biogrogr. Soc. Jap.* 1939, 9 : 167, text-fig. 14. *Torrubia caespitosa* Tub., *Sel. Fung. Carp.*, 1865, 3 : 11. *Cordyceps caespitosa* Sacc., *Michelia*, 1878 1 : 320 et *Syll. Fung.*, 1883, 2 : 565. *Isaria arbuscula* Hariot, *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 1892, 8 : 67, 1892. *Isaria amorpha* Hoehnel, *Stzb. K. Acad. Wiss. Wien.*, 1909 118 : 276. *Isaria haroiti* Arnaud, *Bull. Soc.*

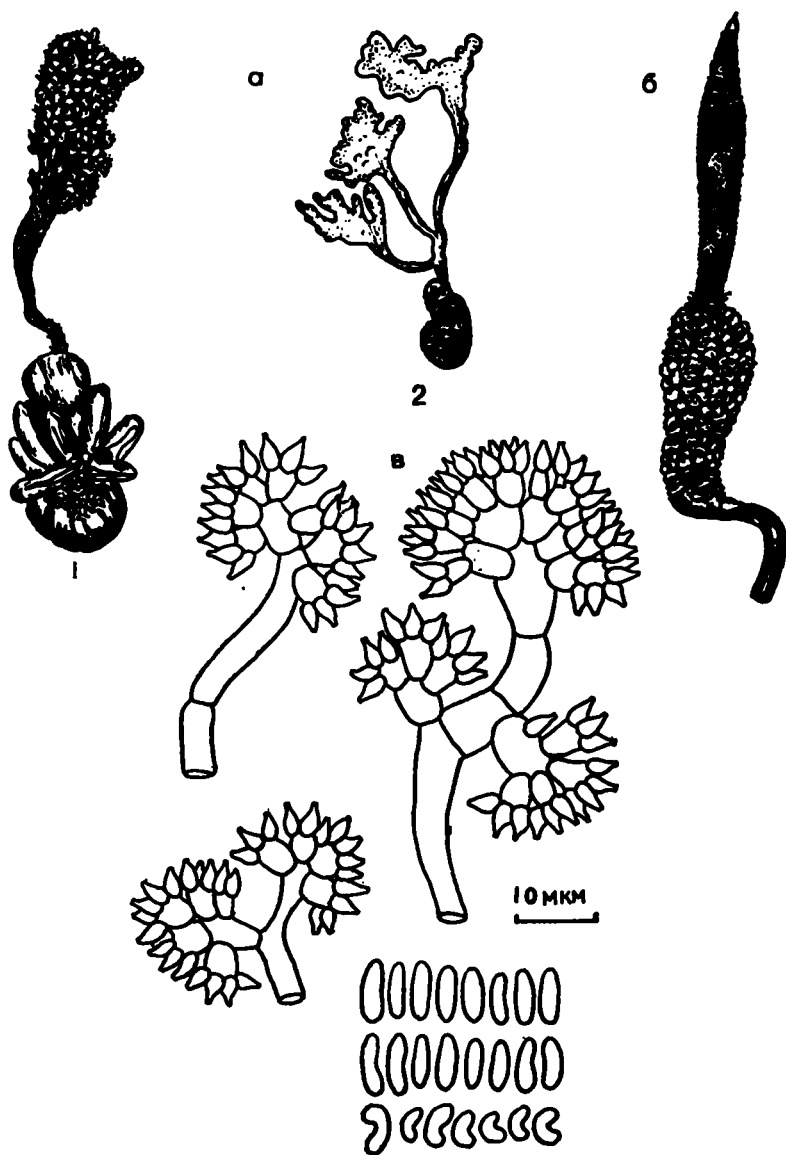
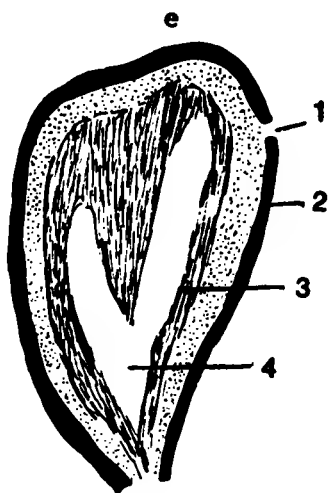
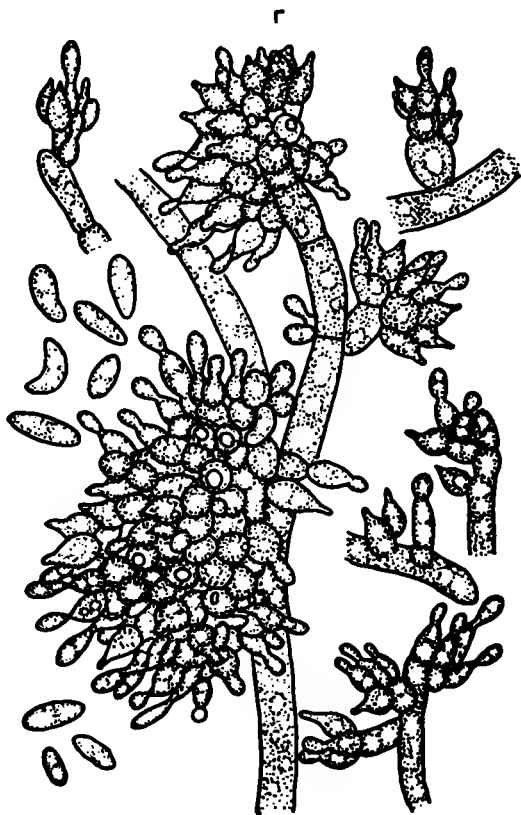
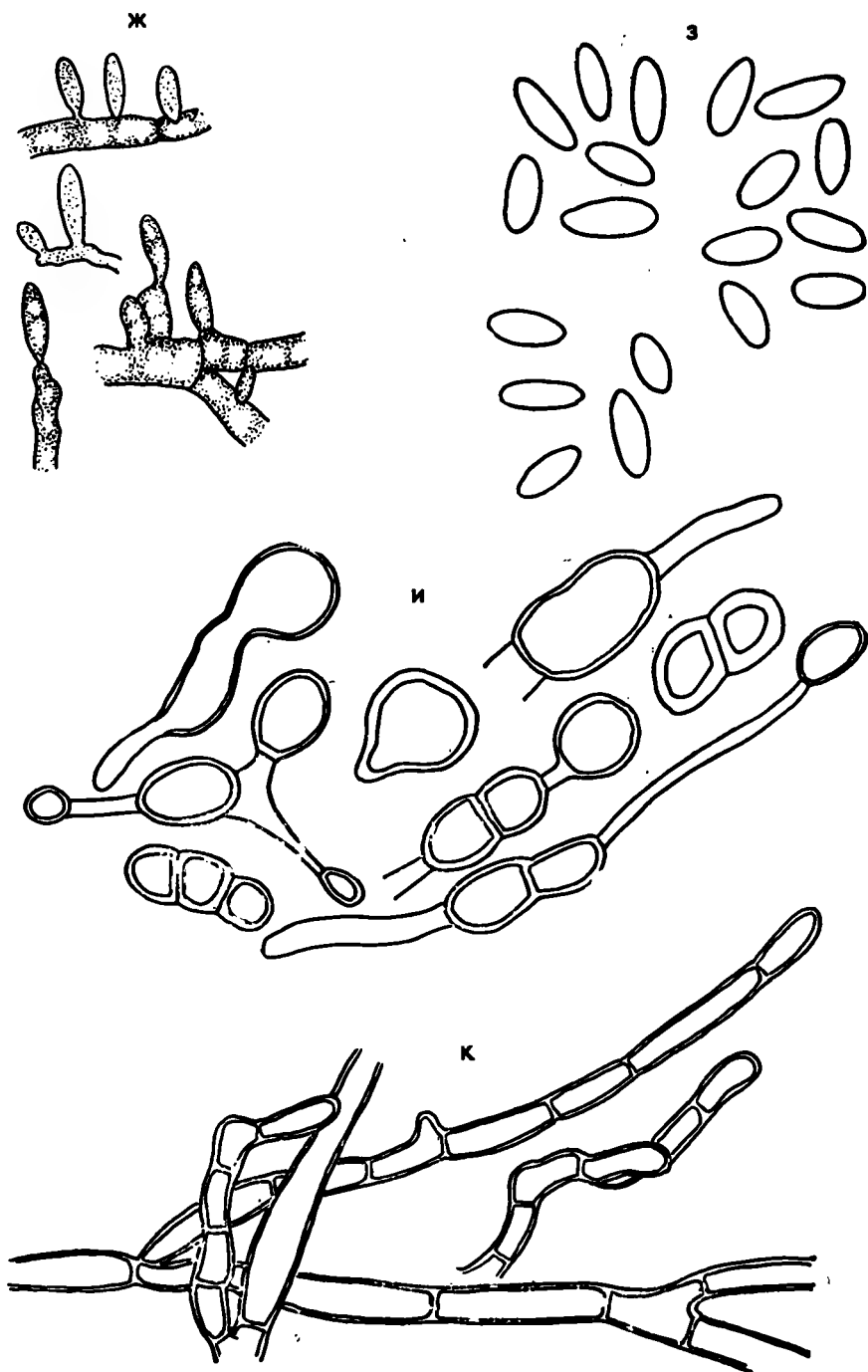


Рис. 75. *Pavilomyces cicadae*:

а — коремки на цикаде: 1 — орг. (x1), 2 — по Samsol, 1974; б — коремки на асковых стромах, по Mains, 1956 (x1); в — конидиеносцы и конидии, по Samsol, 1974; г — конидиеносцы и конидии, по Kobayasi, 1941 (x1100); д — конидиальные спороношения типа пикнид (x1,5); е — продольный срез через плодущую часть (x12); 1 — перидий, 2 — конидиеносная зона, 3 — медуллярный слой, 4 — полость; ж — конидиеносцы; з — конидии; и — хламидоспоры; к — гифы перидия (б-к — по Kobayasi, 1941; ж-к — (x1330).





Myc. Fr., 1915, 31 : I, 20; *Isaria mokanshawii* Lloyd., Myc. Writ., 1919, 5 : 854; *Isaria cosmopsaltriae* Yasuda, Bot. Mag. Tokyo, 1921, 35 : 220, fig. 2, et 1918, 32 : 263; Lloyd, Myc. Writ., 1918, 5 : 806 fig. 1254; Yakusij et Kumazawa, Bot. Mag. Tokyo, 1930, 44 : 40 et 70; Hara, Honzo, 1932, 6 : 143; *Isaria cryptotympanae* Sawada, Spec. Publ. Agric. natn. Taiwan. Univ., 1959, 8 : 232.

Мицелий белый или бледно-желтый, обволакивает все тело цикады. Коремии прямые, простые или неправильно разветвленные у основания или на вершине, порошистые и покрыты хлопьями у самой верхушки, рыжевато-коричневые до темно-коричневых, 2,5—5 см выс., 0,5—3 мм шир. Конидиеносцы густо разветвленные, 3—6 мкм шир., с вертициллатно разветвленными пучками фиалид, по 2—5 в каждом из них. Фиалиды 4,2—6,5 × 2,5—3,5 мкм, со вздутой шаровидной базальной частью, сужающейся к вершине в тонкую шейку 0,5 мкм шир. Конидии цилиндрические, обычно согнутые, с гладкой оболочкой, бесцветные, 3,5—8,0 × 1,5—3,5 мкм.

На цикадах и их личинках (Cicadidae, Homoptera).

В ложбинках на склонах сопок, в сентябре.

Распространение в СССР: РСФСР (Хабаровский край: Курильские о-ва — телеоморфа, о-в Сахалин — анаморфа.)

Общее распространение: Северная и Южная Америка, Япония, Китай, Восточная Индия, Африка.

П р и м е ч а н и е. Вид, который можно считать наиболее распространенным на цикадах, особенно в Японии, у нас в стране отмечен всего дважды и то не на материке, что свидетельствует о несомненной ограниченности его специфического ареала.

В то время как синонимика телеоморфы ясна, сведения об анаморфе совершенно не доказаны и не могут не вызывать сомнения. Поскольку Р. Самсон (Samson, 1974) основывает свое описание на просмотре сравнительно большого количества гербарных образцов из коллекций разных исследователей, мы не можем отвергать его окончательные выводы. Однако в некоторых случаях с ним трудно согласиться, поскольку просмотренные им гербарные образцы могли от длительного хранения измениться и не отвечать авторскому описанию. Тем более что гриб в культуру не выделялся и проверить идентичность всех образцов по какому-либо постоянному признаку не представлялось возможным. Р. Самсон в данном случае рассматривает существование телеоморф оторванно от анаморф и поэтому категоричность его выводов совершенно запутывает представление о действительном наименовании анаморфы.

Т. Петч (Petch, 1933) и Э. Мейнс (Mains, 1958), неоднократно обнаруживавшие на одних и тех же стромах типичные конидиальные споронии *Isaria cicadae* и асковые *C. sobolifera*, признают их связь. Однако И. Кобаяши считает, что анаморфа *C. sobolifera* — особый вид, который он затрудняется отнести к какому-либо роду из-за сложного строения, с внутренней полостью по типу пикниды. Он полностью отвергает мнение других исследователей, считающих анаморфой *Isaria sinclairii* (Kobayasi, 1941, с. 244, 245). На этом же основании он включает *Isaria sinclairii* в список исключаемых видов, сопровождая это мнение синонимизмом в рассматривая *I. sinclairii* как синоним *Cordyceps sinclairii* (Berk.) Sacc. (Kobayasi, 1941, с. 199). Но восемь лет спустя сам же И. Кобаяши (Kobayasi, 1949) описывает новый вид *Cordyceps sinclairii* Y. Kobayasi и указывает *Isaria sinclairii* (Berk.) Lloyd его анаморфой. Конечно, это нельзя истолковать иначе, как обычную ошибку, но *C. sinclairii* Y. Kobayasi нельзя отнести к синонимам *C. sobolifera*, так как он значительно от него отличается и может быть признан отдельным видом. Предположение о связи его с *Isaria sinclairii* (Berk.) Lloyd, очевидно, не обосновано. Мы обнаруживали *Cordyceps sobolifera* дважды, но вземпляры были типичными и не вызвали сомнений. Конидиальные же

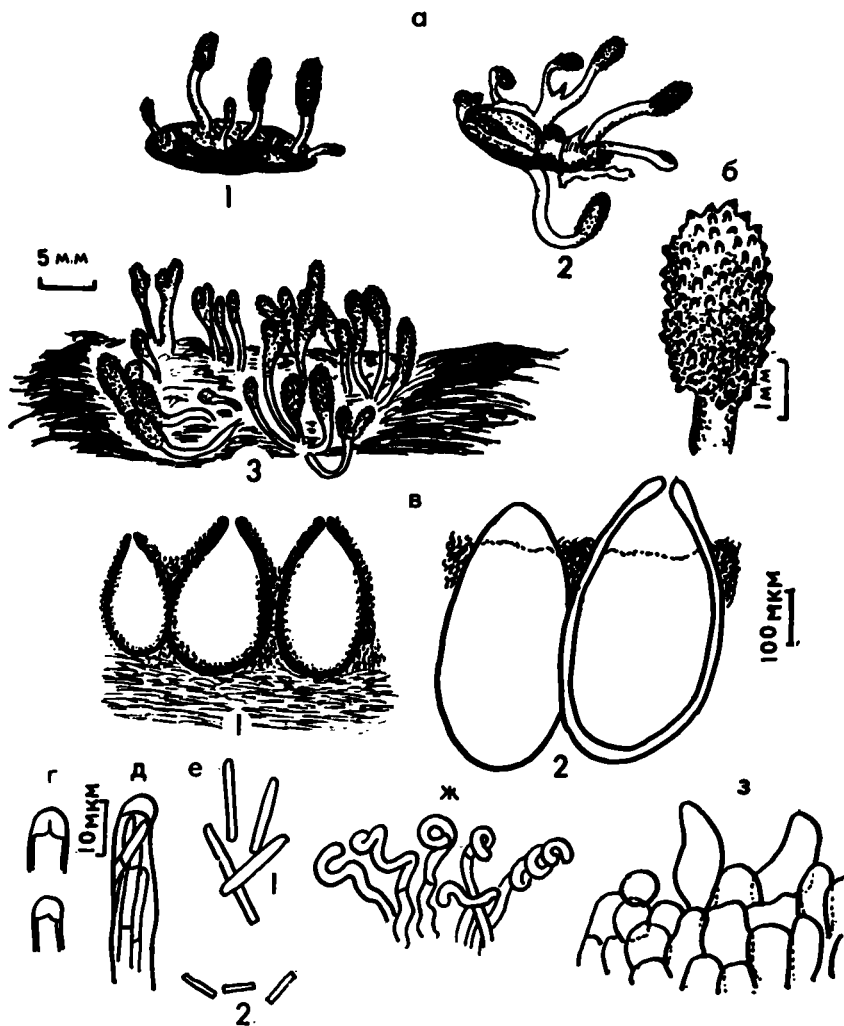


Рис. 76. *Cordyceps takaomontana*:

а — внешний вид стромы: 1 — орг. ($\times 1$), з — по Kobayasi, 1941 ($\times 2/3$), з — по Mougeau, 1961; б — плодущая часть стромы, по Mougeau, 1961; в — продольный срез через перитици: 1 — по Kobayasi, 1941 ($\times 40$); з — по Mougeau, 1961; з — головки асков, по Mougeau, 1961 ($\times 1000$); д — аска с аскоспорами, по Mougeau, 1961; е — отдельные клетки аскоспор: 1 — по Mougeau, 1961; з — по Kobayasi, 1941, ($\times 1100$); ж — гифы плодущей части, по Kobayasi, 1941 ($\times 720$); з — часть внешнего слоя перитиция, по Kobayasi, 1941 ($\times 720$).

спороношения встречены совершенно отдельно, один раз я полностью соответствовали описанию *Isaria cicadae*. После ревизии Р. Самсона мы не приводим авторских описаний всех упомянутых видов, все они различаются между собой, поэтому считаем необходимым представить все имеющиеся у разных авторов рисунки этих спорных видов.

Нельзя не остановиться на неправильном цитировании названия самого *S. sobolifera*. Так, например, Э. Мейнс (Mains, 1958) пишет *S. sobolifera* (Berk.)

Berk et Br., а Р. Самсон (Samson, 1974) — *C. sobolifera* (Hill.) Sacc. На самом деле по правилам Международного кодекса ботанической номенклатуры (Джеффри, 1980) допустимо только *C. sobolifera* (Hill.) Berk. et Br.

C. takaomontana Yakusiji et Kumazawa (рис. 76), Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 108, fig. p. 106, Moureau, Lejeunia, 1961, 15 : 20, fig. 6, pl. 2, 4; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 107, рис. 87.

Мицелий находится только внутри полости насекомого, постепенно при образовании строны превращается в плотный склероций, гифы которого 2—5 мкм толщ., бесцветные. Стромы одиночные или группами по 2—8, цилиндрические, реже булабовидные, 10—40 мм выс., мясистые, при высыхании очень ломкие, хорошо разделяются на плодущую часть и ножку. Плодущая часть верхушечная, цилиндрическая или булабовидная, 2—20 (преимущественно 10—15) мм выс., выполненная, 1,5—3,5 мм толщ., верхушка тупая, закругленная, иногда чуть тоньше, бледно-оранжевая, охристо-кожано-оранжевая, при высыхании желтеющая, становящаяся желтовато-кремовой. На этом фоне четко выступают более темные точки отверстий перитециев, что придает ей характерный вид. Перидий плодущей части состоит из нескольких слоев гиф: верхний слой образован гифами с вытянутыми клетками, создающими опушение, срединная часть состоит из параллельных, плотно сплетающихся гиф, 4—8 мкм толщ., окрашенных в желтоватый цвет различных оттенков. Ножка цилиндрическая, простая или у основания вильчато-раздвоенная, 0,7—2,5 см выс., 0,5—2,5 мм толщ., выполненная, при высыхании немного сплющивается, сначала бледно-лимонная, при созревании бледно-охристая или светло-охристо-кожаная, гладкая, слой опушения, характерный для плодущей части, отсутствует, внутри состоит из тонкостенных густосептированных гиф, почти бесцветных, 2,5—5,5 мкм толщ. Перитеции почти поверхностные, погружены не столько в ткань плодущей части, сколько в перидиальный слой, создающий опушение, прямые, яйцевидные, 500—570 мкм дл., 230—350 мкм шир., с вытянутыми сосочкообразными отверстиями. Перитециальные стенки четко заметные, до 20 мкм толщ., верхний слой их ярко-желтый, отличается окраской от цвета строны, состоит из уплотненных желтых клеток 8—12 мкм в диам., некоторые из них вытянуты и создают шероховатость, внутренний слой состоит из пузыревидных клеток 2,8—7 мкм толщ., тонкостенных, густосептированных. Аски цилиндрические, 280—360 × 3,5—4,5 мкм, с полушаровидной головкой, 2,5 (3,5)—4,2 мкм выс., 3,5—4,5 мкм шир., с четко выраженным каналом при созревании и почти отсутствующим в молодом состоянии. Аскоспоры распадаются на отдельные клетки, цилиндрические, с обрубленными ровными концами, 3,8—8 × 0,8—1 мкм (преимущественно 4—5 мкм дл.).

Анаморфа *Isaria japonica*.

Isaria japonica Yasuda apud Lloyd (рис. 77), Myc. Writ., 1917, 5 : 707. Yasuda, Bot. Mag. Tokyo, 1918, 32 : 25; 1921, 35 : 219, fig. 1. Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941: 235; fig. p. 236. Journ. Jap. Bot., 1965, 40 : 228, fig. 5. Journ. Jap. Bot., 1980, 55, N 6, 182.

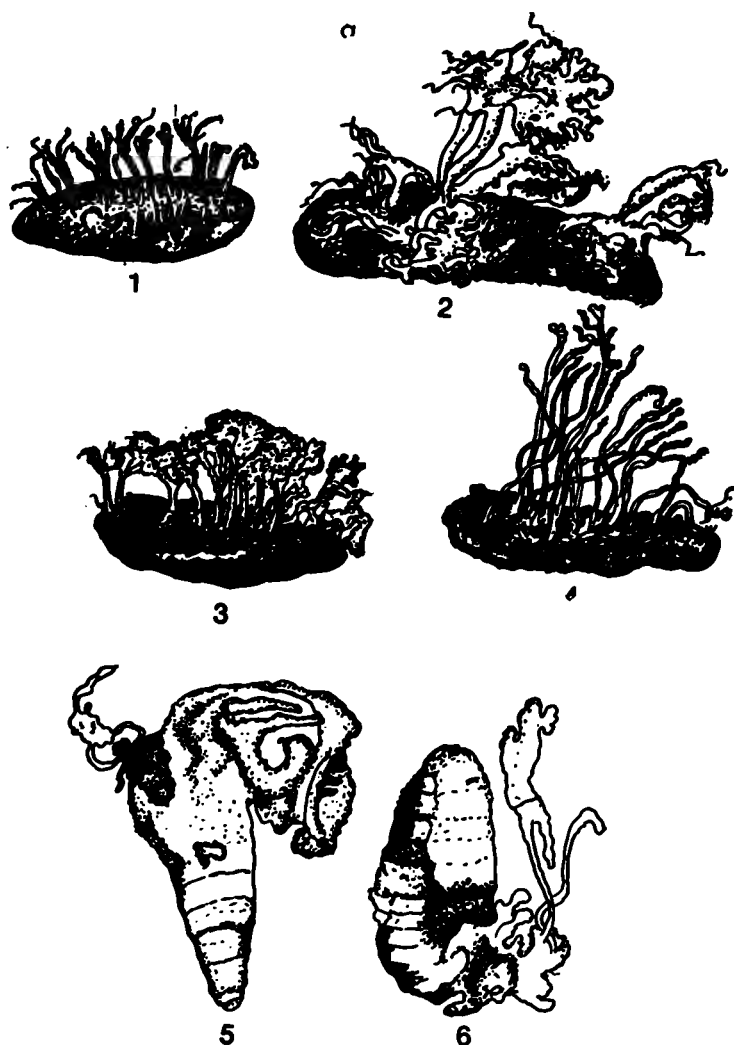
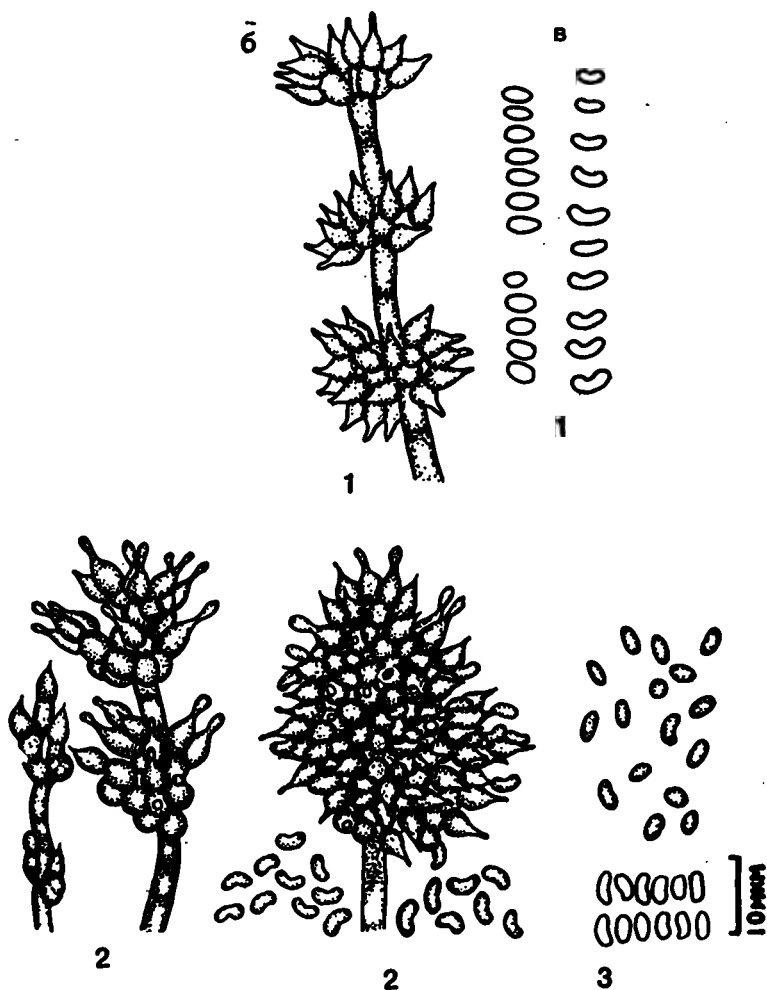


Рис. 77 *Isaria japo*
 а — внешний вид конидиальных стром: 1 — ориг. ($\times 1$), 2—4 — по Kobayasi, ($\times 1100$); 5 — конидии: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 —

Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 200, рис. 151. Kobayasi, Shimizu, Bull. Natn. Sci. Mus., 1976, 2, 4 : 151, fig. 31.

Коремии на насекомом белые, скученные или реже одиночные, у основания часто сросшиеся, 3—40 мм выс., нежные, порошащие, с мучнистым налетом, иногда хлопьевидным. Фиакиды бутылчатые, с вытянутой острой вершиной, 3,5—5 мкм шир., у основания собраны в головки 15—30 мкм в диам. Стеригмы 2—3,5 мкм дл., несут по одной конидии, которые при созревании быстро отваливаются.



nica Yasuda:

1941 ($\times 2$); 6 — конидиеносцы: 1 — орг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, 1941 по Kobayasi, 1941 ($\times 1100$), 3 — по Samson, 1974.

Конидии цилиндрические, изогнутые, бесцветные, $3,2-5 \times 1,4-2$ мкм.

На куколках и личинках чешуекрылых (Lepidoptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Япония, Гималаи, Африка (Конго, Гвинея).

Примечание. Вид чрезвычайно распространен в Японии, один из типичных элементов микофлоры. Анаморфа встречается чаще, чем телеморфа,

но достоверных указаний об их связи в литературе нет. Ж. Моро анаморфу вообще не упоминает (Moureau, 1961).

По мнению Т. Петча, вид очень близок к *C. typhulaeformis* Berk. et Cooke sensu Petch (Petch, 1932; Moureau, 1962). Однако есть ряд отличий: цвет в габи-тус стром, форма и размер перитециев, асок и отдельных клеток аскоспор, по которым можно легко дифференцировать эти виды.

Что же касается анаморфы, то И. Кобаяши также приводит сравнение с близкими видами — *Isaria suffruticosa* Cooke et Massee em Petch (Petch, 1937) и *I. tenuipes* Peck (31-st Report, New York. State Museum, 1879, p. 44), между которыми обнаруживаются четкие различия в размерах основных морфологических структур.

Интересно замечание И. Кобаяши по поводу возможных образований природных гибридов *I. farinosa* и *I. japonica*, что неоднократно наблюдалось им при собственных сборах и в других коллекциях (Kobayasi, 1941).

C. taylori (Berk.) Sacc. (рис. 78). Berkeley, Hook. Journ. Bot., 1843, 2 : 209, pl. VIII, fig. 2; Taylor, Tasmanian Journ., 1848 : 308, fig. 2; Michelia, v. I, p. 320, 1879; Saccardo, Syll. Fung., 1885, 2 : 575; Smith, Gard. Chron., 1887 : 288, fig. 62; Cooke, Veg. Wasps, 1892 : 155, fig. 31; Massee, Ann. Bot. 1895, 9 : 27; Olliff, Agr. Gaz. New South Wales, 1895, 6 : 409 pl. III, et p. 410; Lloyd, Myc. Writ., 1920, 6 : 911, Kobayasi. Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 98; J. Moureau, Cordyceps du Congo Belge, Brussel, 1949 : 17.

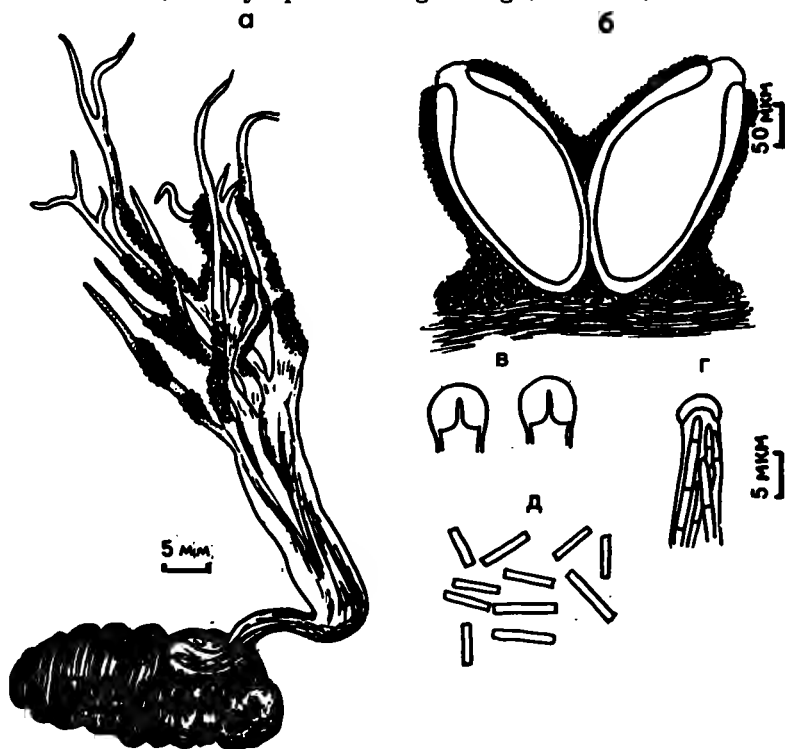


Рис. 78. *Cordyceps taylori*:

а — внешний вид стром; б — продольный срез через перитеции; в — головки асон (× 1400); г — верхняя часть аски с аскоспорами; д — отдельные клетки аскоспор (× 1400) (а, б, в — по Moureau, 1949).

Syn.: *Sphaeria taylori* Berk., *Sph. innominata* Taylor, Tasman. J., 1848 : 308, fig. 2; *Cordyceps trictenae* Olliff, Agricult. Gaz. New South Wales, 1895, 6 : 410, pl. 3; Lloyd, Myc. Writ., 1920, 6 : 911.

Мицелий белый или слегка кремоватый, выполняет полость насекомого, на поверхности заметен слабо, только между сегментами куколки. Стромы сросшиеся у основания, образуют один общий ствол до 4 см выс. и 1 см толщ., чем напоминают кляварию. Плодущая часть интеркалярная, сужающаяся к вершине, до 0,5 мм, со стерильным кончиком, иногда до 20 мм дл., который обычно изогнут. Плодущая часть иногда у вершины дихотомически разветвляется, в центральной части лимонно-желтая, желтая, при высыхании коричневеет, стерильные кончики белые, светло-желтые или беловато-желтые, гораздо светлее асей остальной части стромы. Ножка охристо-желтая, бороздчатая, по бороздкам более темная, полая, слегка сплюснутая, при высыхании сморщивается и становится светло-коричневой. Перитеции сначала полупогруженные, позже погружены только основанием, прямые, скученные группами, реже одиночные, удлинненно-эллиптические, 350—450 × 180—220 мкм. Аски цилиндрические, 200—285 мкм дл., с шаровидной и слегка приплюснутой головкой до 6 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, 180—280 × 1 мкм, распадаются на цилиндрические клетки 7,5—10 мкм дл., в массе флюоресцирующие.

На куколках чешуекрылых (*Pielus* sp., *Trictena* sp., *Lepidoptera*).

Распространение в СССР: Приморский край (Хасанский р-н), заказник «Барсова падь».

Общее распространение: Австралия, Африка (Конго).

S. vorobjovii Koval et Nazar (рис. 79), Коваль, Назарова, Новости систематики низш. растений, 1969, т. 6 : 108, рис. 3.

Мицелий на наружной поверхности куколок, почти незаметный, внутри слегка кремоватый или рыжеватый, обильный, пропизывает полости, позже полностью выполняет и мумифицирует всю куколку. Гифы 3—5 мкм шир., бесцветные, тонкостенные. Стромы одиночные, выходящие из апикального конца куколки, в средней части слегка изогнутые, языковидные, сплюснутые или почти плоские, до 50 мм выс., 9 мм шир., 0,2—0,4 мм толщ., с загнутыми внутрь краями, на поперечном сечении удлинненно-цилиндрические, с округлыми загнутыми концами, желтовато-рыжие, при высыхании бледно-рыжие, с коричневатыми точечками, отмечающими места выхода перитециев, плодущая часть верхушечная, с перитециями, располагающимися по краям стромы, занимающими почти $\frac{2}{3}$ ее, центральная часть стерильная, только сама верхушка вся занята перитециями, ножка также плоская, немного бороздчатая, гладкая, одноцветная. Гифы плодущей части и ножки продольные, до 3 мкм шир., образуются вытянутыми клетками до 5 мкм дл.; гифы парietального слоя более сплюснуты и несколько темнее, 1,4—2,8 мкм шир. Перитеции прямые, вначале погруженные, впоследствии выступающие и погружены только основанием, грушевидные, прямые, 600—700 × 250—300 мкм. Аски цилиндрические, 425—450 × 4—5,6 мкм,

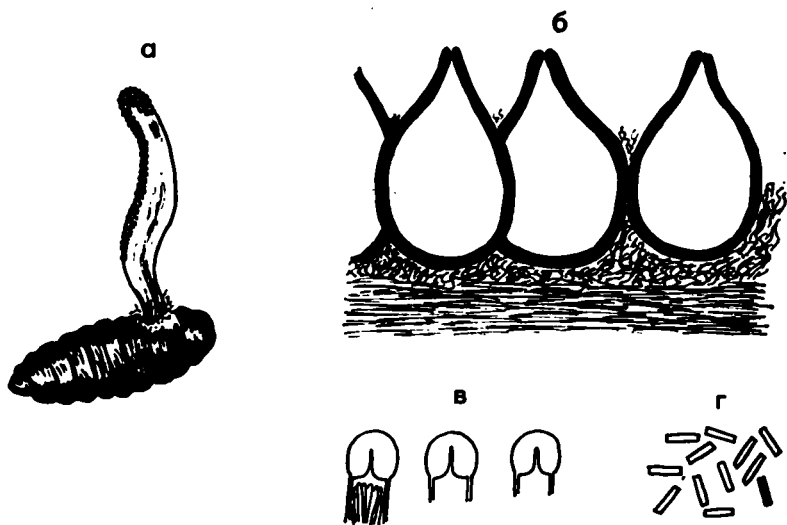


Рис. 79. *Cordyceps vorobjovii*:

а — внешний вид стромы ($\times 1$); б — продольный срез через перитеции ($\times 40$); в — головки асков ($\times 1100$); г — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$).

с шаровидной головкой 5—6 мкм в диам. Аскоспоры нитевидные, с многочисленными перегородками, распадаются на цилиндрические клетки еще внутри аски, 4—5,6 $\times$ 1,5—2 мкм, с тупыми концами.

На личинках чешуекрылых (Lepidoptera).

Известен только в СССР (Приморский край, г. Хуалаза).

Примечание. Близок к *C. militaris*, но отличается от него и других близких видов этой секции плоскими языковидными строматами с загнутыми краями, на которых располагаются перитеции. Назван этот вид в честь известного ботаника, исследователя дальневосточной флоры Д. П. Воробьева.

Интересно его местообитание — в зоне хвойно-широколиственных лесов на высоте 1000—1200 м н. у. м. На высокогорье отмечено еще лишь 5 видов — *C. militaris*, *C. crinalis*, *C. flavo-brunnescens*, *C. takaomontana* и *C. chualasae*.

В культуре гриб хорошо растет на рисе при 28 °C, образует обильный белоснежный налет, но не спороносит, хотя *C. militaris*, выделенный одновременно и в идентичных условиях, образовывал также обильный, но серый налет и спороносил.

4 секция *Curvata*

C. nutans Pat. Patoulliard (рис. 80), Bull. Soc. Myc. Fr., 1887, 3 : 127, pl. XI, fig. 5. Saccardo, Syll. Fung., 1891, 9 : 999; Massee, Ann. Bot., 1895, 9 : 26; Hara, Nawa's Insect World, Myc. Writ., 1915, 4 : 529, fig. 720 et 1916, 5 : 568 et 1922, 7 : 1133. Yasuda, Bot. Mag. Tokyo, 1916, 30; 125 et Rigakukwai, 1919, 16 : 805, fig. 2; Esaki, Buleteneo Scienca Kynsu Imp. Univ., 1929, 3 : 221, fig. 1—5. Kawamura, Jap. Fung., 1929, N 12, Koketu, Hukuokaken Tennenkinenbutu Tyosahokoku, 1931, 6, et 1932, 7 1932 et Honzo 1933, 9 : 15.

Teng, Contr. Biol. Lab. Sc. Soc. China, 1932, 8 : 53, et Sinensia, 1939, 4 : 288, fig. 16 et Contribut. to our knowledge of the higher fungi of China, 1939 : 36. Hisauti, Honzo, 1933, 12 : 127. Hino, Journ. Jap. Bot., 1938, 14 : 62, fig. 1—4. Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1939, 23 : 127. Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 179; Journ. Jap. Bot., 1980, 55, 12 : 370. Moureau, Mem. Inst. Roy. Colonial Belge, 1949, 7, VII, fasc. 5 : 47. Mains, Bull. Torrey Bot. Club, 1959, 86 : 1. Kobayasi, Shimizu, Bull. Natn. Sci. Mus., 1976, ser. B, 2, 4 : 146.

Syn.: *Cordyceps nutans* Pat. var. *acanthosomae* Hara. Nawa's Insect World, 1911, 15 : 26. *C. dimeropoda* Syd., Bot. Jahrb., 1922, 57, 3 : 324. *C. bicephala* Berk. subsp. *nutans* (Pat.) Moureau, Mem. Inst. Royal Colonial Belge, 1949, 7, fasc. 5 : 47.

Мицелий пронизывает полость насекомого, постепенно выполняя и мумифицируя ее, а на поверхность выходит только строма. Гифы тонкостенные, бесцветные, 2,8—7,7 мкм (обычно 3,5—6 мкм), на концах утолщенные, густосептированные, ветвящиеся, с капельками масла. На концах более толстых гиф формируются шаровидные, эллиптические или овальные, бесцветные хламидоспоры $11-22 \times 10-14$ мкм, с толщиной оболочки до 1,5 мкм.

Стромы обычно одиночные, реже по две или же в очень редких случаях скучены больше двух, до шести, выходят между сегментами торакального, абдоминального отделов или других близлежащих сегментов, нежные, изогнутые, реже прямые, очень яркие, хорошо разделяющиеся на плодущую часть и ножку, 5—17 см выс. Плодущая часть верхушечная, прямостоящая, при старении поникающая, волокиисто-мясистая, веретеновидная или цилиндрическая, с притупленной верхушкой, $4-7 \times 1-2$ мм, оранжево- или карминно-красная, вернее, специфичного красного цвета, яркая, при старении несколько тускнеет и темнеет, с более темными точечками выступающих перитециев. Ножка нитевидная, изящная, прямая или неправильно изогнутая, витая, ризоморфоподобная по консистенции, у основания 0,4—0,8 см, к вершине сужающаяся до 0,4—0,6 см, черная или иссиня-черная, блестящая, иногда почти как лакированная, в верхней части 0,9—1,1 см дл., гораздо светлее, почти такого же цвета, как плодущая часть, и является переходящей между ними. На поперечном сечении строма хорошо отличаются центральная осевая часть, парietальный слой и перидий. Осевая часть колонковидная, 165—300 мкм толщ., почти охристая, состоит из тонкостенных слабосептированных гиф 3—7 мкм толщ. Гифы последующего слоя более тонкие, 2,8—4 мкм толщ., переплетающихся, густосептированные. Перидий псевдопарепхиматозный, состоит из оранжеватых клеток $6-10 \times 4-4,5$ мкм. Строение ножки заметно отличается: центральная часть состоит из небольшого слоя плотно переплетающихся бледно-бурых, 1,5—7 мкм (обычно 2,8—4 мкм толщ.), гиф, которые при старении ссыхаются и образуют небольшую полость, перидий 14—20 мкм толщ., состоит из черно-бурых гиф 3,5—5,5 мкм, слабосептированных. Перитеции располагаются косо, погруженные, удлиненно-ампуловидные, с изогнутой шейкой, $530-570 \times 145-185$ мкм (реже

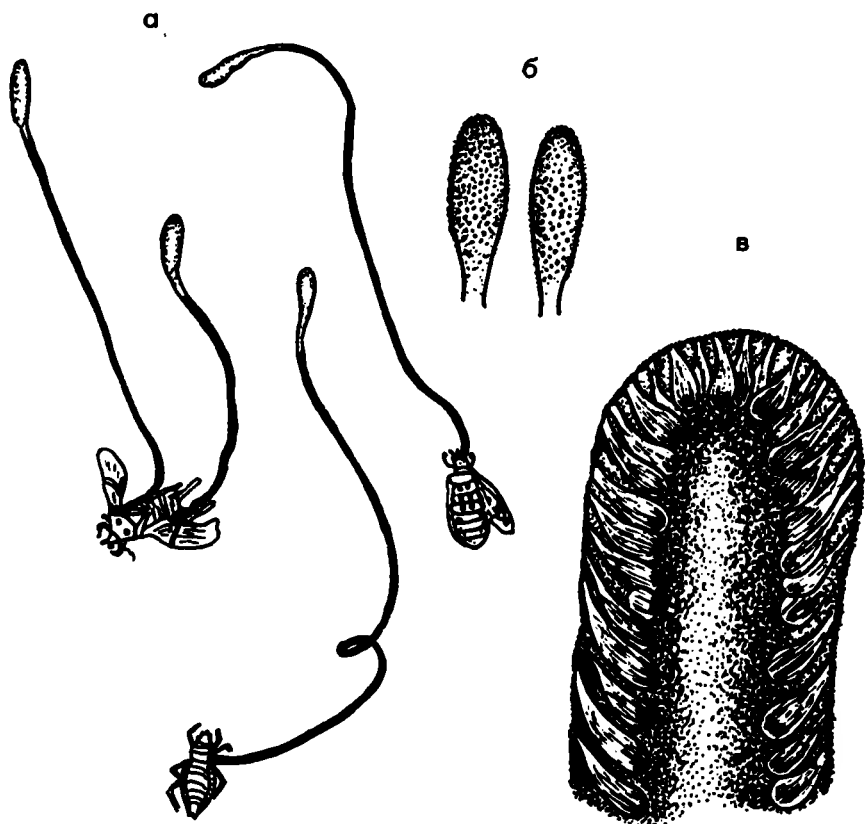


Рис. 80. *Cordyceps nutans*:

а — стромы на насекомом ($\times 1$); б — плодущая часть ($\times 4$); в — продольный срез через верхушку стромы ($\times 30$); г — аска ($\times 110$); д — головки аска ($\times 1100$); е — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$); ж — гифы и темны склероциев ($\times 750$); з — медиальный срез через периферийную часть верхушки стромы ($\times 750$) (ж, з — по Kobayasi, 1941).

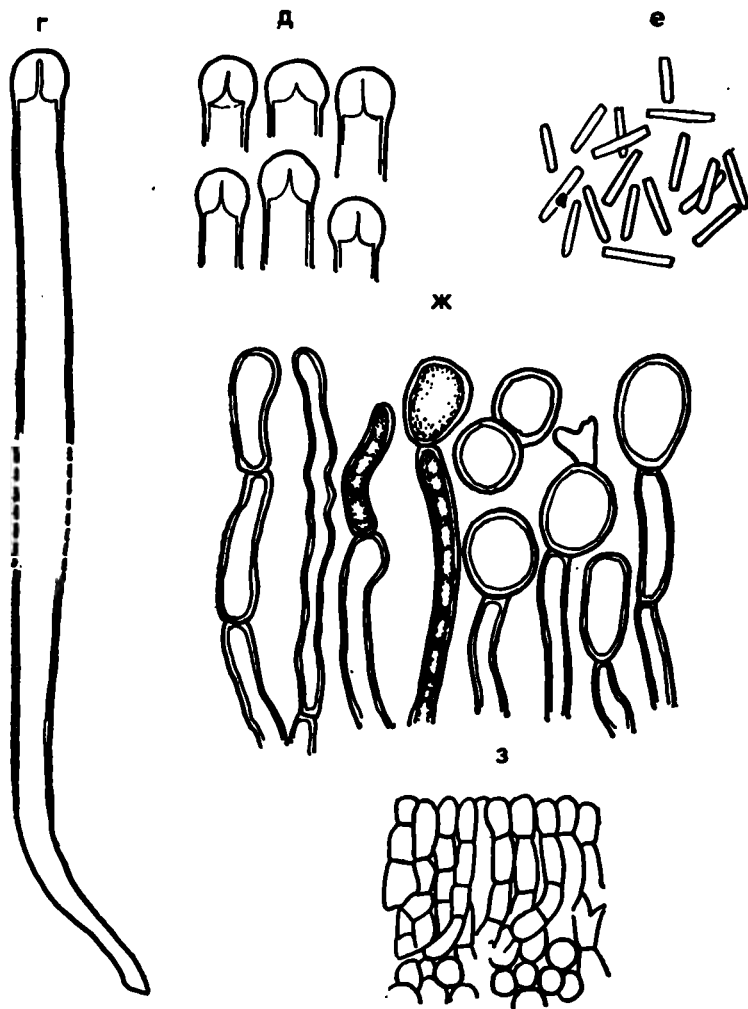
1000 $\times$ 300 мкм), с небольшим растрескивающимся устьищем, с толщиной оболочки 14—30 мкм. Аски цилиндрические, к основанию утончающиеся, 330—460 $\times$ 7—7,7 мкм, с шаровидной или шаровидно сплюсненной головкой 6,3—8 $\times$ 5—6 мкм. Аскоспоры 1,4—1,6 мкм толщ., распадаются на отдельные цилиндрические с усеченными концами клетки, 6,5—10 мкм (обычно 9 мкм) дл.

Анаморфа — *Hymenostilbe nutans*.

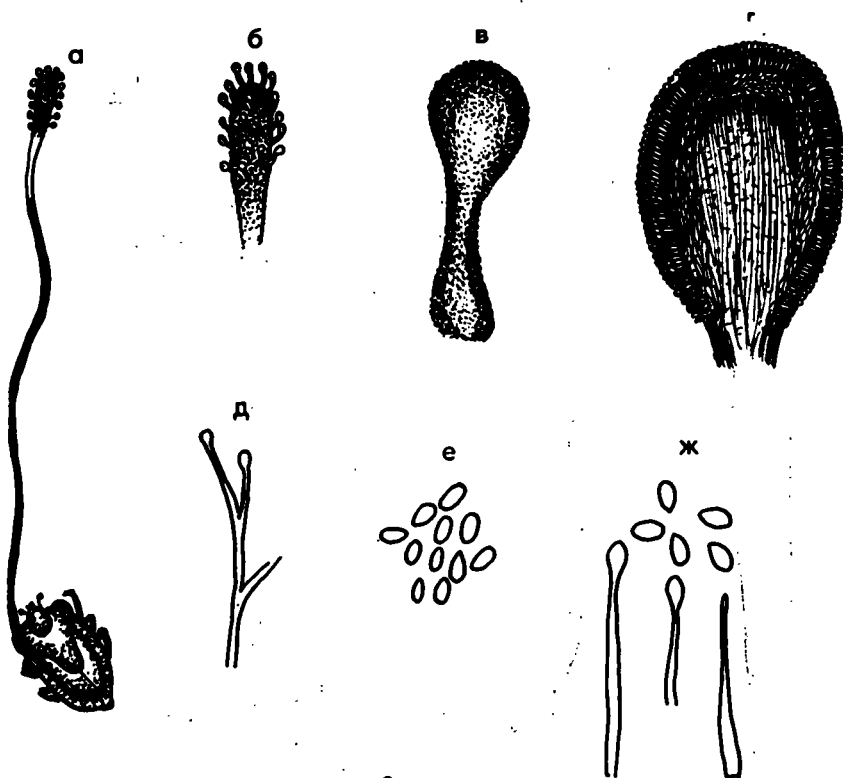
Hymenostilbe nutans (Kobayasi) Samson et Evans. (рис. 81), Proceedings, 1975, ser. C, 78, 1 : 77.

Syn.: *Hirsutella nutans* Y. Kobayasi, Journ. Jap. Bot., 1949, 24, 1—2 : 177.

Конидиальные спороношения функционируют на тех же стромках, в которых после их отмирания формируются асковые. Конидии образуются или просто на фиалидах, отходящих от отдельных клеток гиф, или на гифах, сплетенных в коремии. Коремии простые, светло-



оранжевые, до 2 мм выс., скученные, хорошо разделяются на ножку и плодущую головку. Ножка 1—1,5 мм выс., 0,2 мм толщ., кремовая или желтовато-оранжевая. Головка шаровидная или яйцевидная, 0,2—0,5 мм в диам., светло-оранжевая, при старении становится охристой. Конидиеносцы слабо разветвленные, иногда с неясными перегородками, бесцветные, 2—4 мкм толщ. Фиалиды 10—15 × 1—1,3 мкм, на кончике суженные. Конидии одиночные, яйцевидные, бесцветные, 2—3,6 × 1,2—3, реже 5 × 3,6 мкм. Фиалиды, образующиеся из клеток гименимального слоя, 15—25 × 4,5—6,5 мкм, цилиндрические, на конце утонченные до 1,5—2,5 мкм; конидии бесцветные, одиночные, эллиптические или веретеновидные с одним заостренным концом, гладкие, 6—10 × 3,2—4 мкм.



3

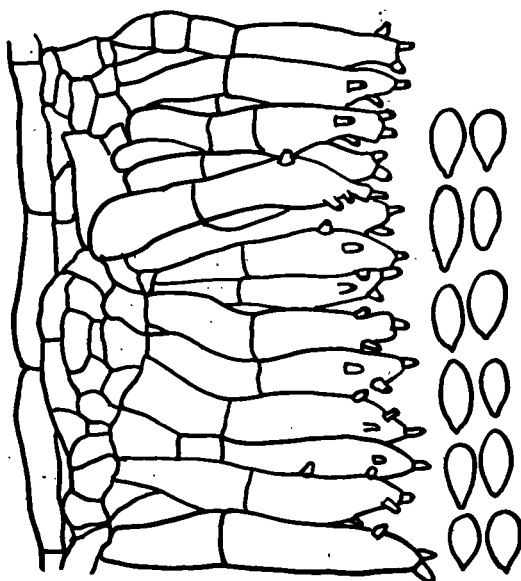


Рис. 81. *Hyumenostilbe nutans*:

а — коремии на строге *Cordysep nutans* ($\times 1$); б — верхушечная часть строги с коремиями ($\times 4$); в — отдельная коремия ($\times 15$); г — продольный срез через коремию ($\times 80$); д — конидиеносец ($\times 600$); е — конидии ($\times 600$); ж — конидиеносцы и конидии, по Kobayasi, 1949; з — часть коремии и конидии, по Samson, Evans, 1975.

На лесных клопах (*Pentatoma* sp., Hemiptera), в долинных лесах, с мая по октябрь.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Япония, Китай, Африка (Гана, Конго, Гвинея), Южная Америка (Аргентина).

Примечание. Вид наиболее обычный и типичный для Приморского края. Интересно, что И. Кобаяши (Kobayasi, 1941) считает его также одним из самых распространенных в Японии, но нами на территориях, близких к ней, он так и не был обнаружен. Несмотря на то что *C. nutans* очень четко отличается от других видов этого рода, исследователи не всегда признают его. История его изучения такова: вид был найден и описан Н. Патульером в Японии в 1887 г. на представителях отряда Hemiptera. Этот образец и по сей день сохраняется в коллекции Н. Патульера в Farlow Herbarium. После описания автором сведения о *C. nutans* появляются в 1905, 1920—1921, 1931—1941 гг. из разных провинций Японии, но список хозяев при этом значительно расширяется — его находят на представителях семейств Plataspidae, Pentatomidae, Coreidae. Описание, приводимое И. Кобаяши (Kobayasi, 1941), полностью совпадает с описанием автора.

В Китае гриб был обнаружен в 1930 г. (Teng, 1934), где он также встречался часто на представителях отряда Hemiptera. По описанию С. Тенга, у обнаруженных им экземпляров перитеции были несколько меньше ($650-700 \times 150-200$ мкм, а не $800-950 \times 200-300$ мкм, как у типового образца).

Т. Петч (Petch, 1939) обнаружил в Гвинее *C. nutans*, но никаких критических замечаний при этом не высказал. Десять лет спустя Ж. Моро (Mougeau, 1949) приводит его в списках кордицепсов, обнаруженных в Конго; однако считает, что он почти ничем не отличается от *C. bicephala* Berk. и переносит в разновидность — *C. bicephala* Berk. subsp. *nutans* (Pat.) Mougeau. При этом Ж. Моро выделяет такой признак, как двухцветная строма, хотя он характерен не только для *C. bicephala*. По непонятным причинам он почему-то не ссылается на авторов, которые перед этим окончательно отнесли *C. bicephala* к синонимам *C. australis* (Speg.) Sacc. (Saccardo, 1883; Petch, 1932; Kobayasi, 1941). Иллюстрация, приводимая Ж. Моро, свидетельствует о том, что *C. nutans* не имеет ничего общего с *C. bicephala*, который отмечен на осах и жуках.

В Южной Америке (Аргентине) *C. nutans* был найден Р. Зингером на *Edessa* sp. (Pentatomidae), а сведения о нем включены в одну из последних работ Э. Мейнса (Mains, 1959). Он приводит довольно исчерпывающее описание образца, которое полностью совпадает с авторским, за исключением размеров перитециев, которые оказались несколько большими — 1100×300 мкм. Никаких критических замечаний Э. Мейнс не приводит, а относит его к *C. nutans*.

О нахождении *C. nutans* в лесах и на плантациях какао в Гане сообщили Р. Самсон и Г. Иванс (Samson, Evans, 1975), которые пользуются видовым названием по Кобаяши и Мейнсу и не высказывают никаких критических замечаний.

Мы считаем, что вид *C. nutans* хорошо отличается характерным строением строги и структурой ножки, которая не просто черная в отличие от ярко-красной строги, а еще и маразмодная, о чем, кроме И. Кобаяши, никто не упоминает (Kobayasi, 1941).

Не менее сложно разобраться в таксономии анаморфы. Впервые она была описана И. Кобаяши в 1949 г. (Kobayasi, 1949) как *Hirsutella nutans*. Нами обнаружена в Приморском крае в 1956 г. в достаточно большом количестве (Коваль, 1961). Эти экземпляры отличались от типичных несколько большим размером конидий — $2-3,6 \times 1,2-3,0$ мкм (а не $2-2,2 \times 1,2-1,3$ мкм). Внешний вид таких конидиальных спороношений очень характерный — плодущая часть строги, которая впоследствии будет функционировать как асковая, густо покрыта

небольшими коремнями с шаровидной головкой, что сразу обращает на себя внимание.

Однако Р. Самсон и Г. Иванс приводят иное описание анаморфы, отмеченной ими в большом количестве в Гане. При этом они ссылаются на то, что в литературе анаморфа для *C. putans* вообще не указана. Они относят ее к роду *Нуте-postilbe*, хотя не приводят сведений о наличии у этого типа спороношений каких-либо коремниальных образований, так как в остальном весь характер спороношений не отличается от описанного прежде И. Кобаяши (Kobayasi, 1949). Возможно, авторы просто не знали другой литературы, кроме более ранней монографии

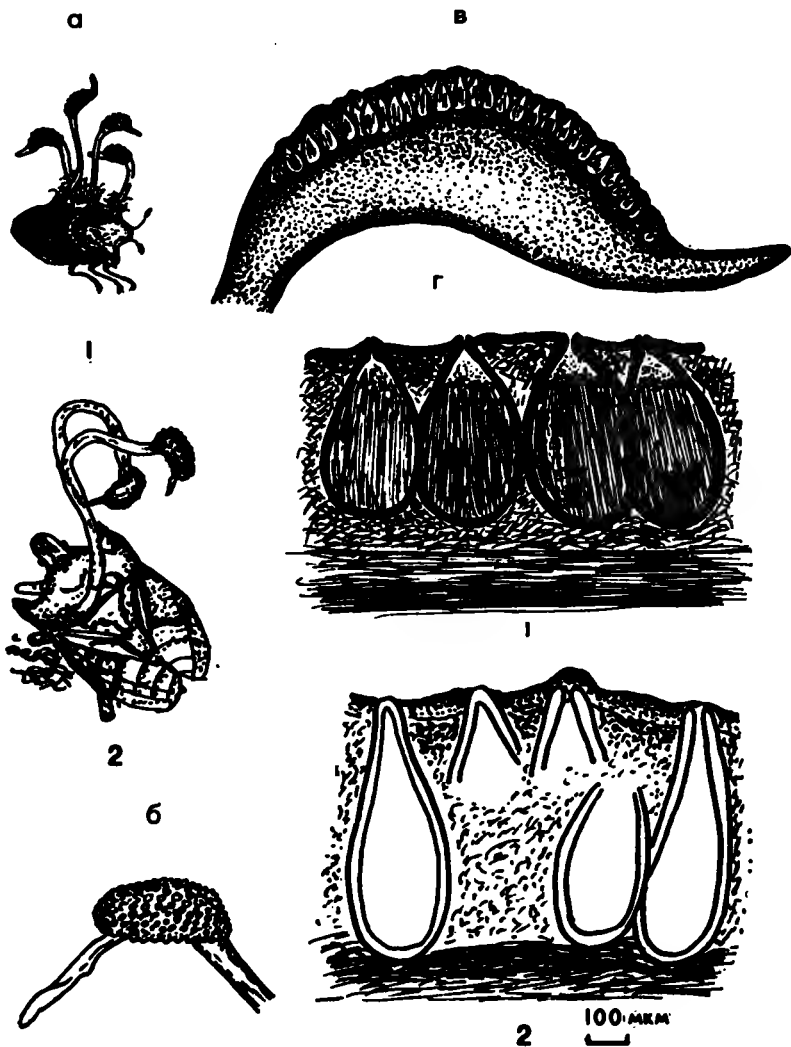


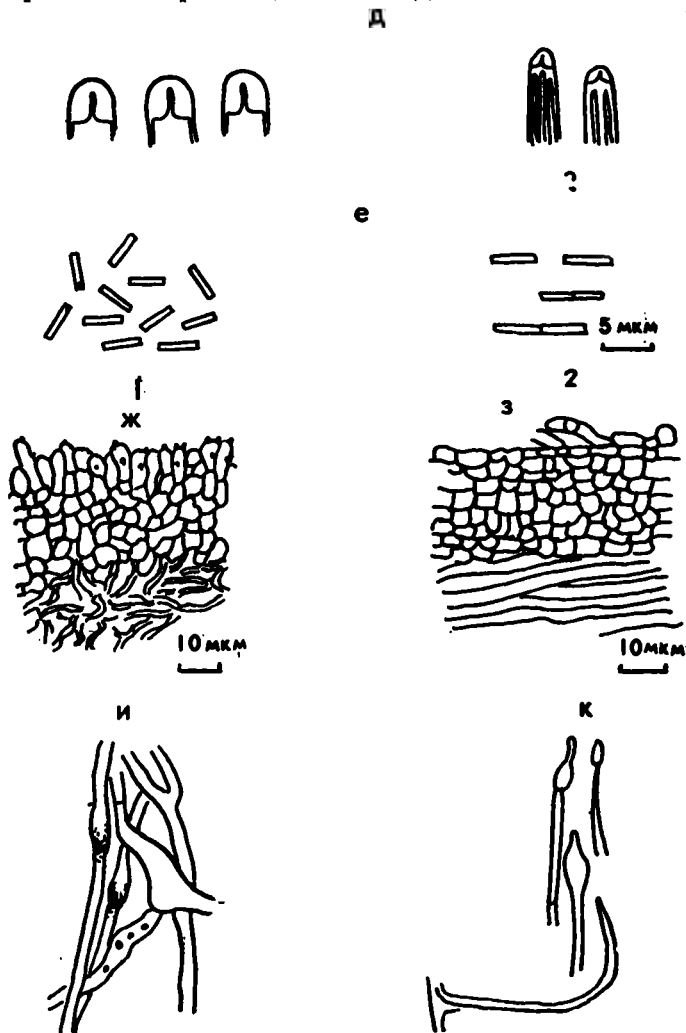
Рис. 82. *Cordy*

а — внешний вид стром: 1 — ориг. ($\times 1$), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1978 ($\times 1,4$);
 б — продольный срез через плодущую часть ($\times 10$); в — продольный срез через перитеции:
 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1978; г — отдельные клетки аско-
 дий плодущей части; ж — перидий и внутренняя часть ножки; и — гифы перидия,
 споронии (ж-к — по Ко

И. Кобаяси (Kobayasi, 1941), на которую они ссылаются. Все же по структуре эти спороношения правильнее относить к роду *Hymenostilbe*, как это делают Р. Самсон и Г. Иванс, поэтому мы предлагаем новую комбинацию.

S. pentatomi Koval (рис. 82), Нов. систем. низш. раст., 1964 : 166, рис. 1. Kobayasi, Shimizu, Bull. Natn. Sci. Mus., 1978, 4, 2 : 46, fig. 4.

Мицелий пронизывает всю полость насекомого, выступая на поверхность только у основания стром, ватообразный, рыхлый, светло-кремовый. Гифы 3—4,5 мкм толщ., тонкостенные, слабосептированные.



***seps pentatomi*:**

б — плодущая часть стромы, по Kobayasi, Shimizu, 1978 ($\times 4$); в — про-
1 — орг. ($\times 50$), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1978; д — головки асок;
спор: 1 — орг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1978; ж — пери-
расположенные между перитециями; к — формирование конидиального
bayasi, Shimizu, 1978).

Стромы группами, скученные по 4—6, выходят между брюшным и грудным отделами насекомого, 20—22 мм выс. Плодущая часть верхушечная, эллипсоидальная, латеральная, почти окружающая ножку, 3—4 мм дл. и до 1,5 мм выс., со стерильным кончиком до 2 мм дл., светло-кремовая, позже белеющая. Ножка голая, гладкая, светло-коричневая, 6—15 мм выс., 0,6—0,8 (1) мм толщ., у вершины серая (3—4 мм), сужающаяся до 0,5 мм, стерильный кончик одноцветный со стромой. Перитеции густо расположенные, погруженные, прямые, продолговато-овальные, $400-450 \times 200-250$ мкм, с конической верхушкой. Аски 8-споровые, $211-220 \times 5-6$ мкм, цилиндрические, с выпуклой головкой 9 мкм в диам. Аскоспоры нитевидные, распадаются на многочисленные цилиндрические клетки $4-6 \times 1,5$ мкм.

На лесном клопе (*Pentatoma semiannulata* Motsch, сем. Pentatomidae, отр. Hemiptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край: Хасанский р-н).

Общее распространение: Япония (Хоккайдо).

П р и м е ч а н и е. Вид встречается в лиственных лесах, по долинам рек, довольно обычен. Наиболее близок к *C. corallomyces* Moeller, но легко отличается от него цветом, размерами и расположением стром, строением и размером перитециев и сумок, а также субстратом. В Приморском крае наиболее распространен на лесных клопах *C. nutans*. Но *C. pentatomi* и *C. nutans* никогда не встречаются вместе в одной и той же ассоциации.

Этот гриб был найден в Японии еще в 1958 г., но сохранился в гербарии без названия. Более полные сведения о нем были опубликованы спустя почти 14 лет после обнаружения его в Приморском крае в описании нами как «*novae species*». Приведенные японскими микологами сведения и рисунок позволяют убедиться в достоверности авторского диагноза вида и дают возможность уточнить его ареал (Kobayasi, Shimizu, 1978).

5 секция *Cordylia*

C. capitata (Holms.) Cesati et D. Not. Comment. Soc. Crittog. Ital, fasc., 1863, 4 : 191. Link, Handb., 1883, 3 : 347. (*Cordiceps*) Berkly. Outl. Brit. Fung. 1860 : 382, (*Cordiceps*); Saccardo, Syl. Fung., 1883, 2 : 574; Winter, Rabenh. Krypt. Fl. Pilz., 1887 : 151; Ellis et Everhart, North Amer. Pyrenom., 1892 : 66; Jaczewski, Bull. Soc. Myc. Fr., 1895, 11 : 190; Hennings, Nerthus, 1904, 6 : 4, fig. 19; Migula. Krypt. Flora, 1913, 3, Pilz., 3 : 765; Lloyd., Myc. Writ. 1913, 4, let, 47 : 5, et 1916, 6 : 576, 608, fig. 855, 858; Kawamura, Illustr. Jap. Fung., 1914, 23, fig. 6, et Jap. Fung., 1929, N 50; Imai, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc., 1929, 11 : 31, et 1935, 14 : 105; Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1938, 21 : 296; Mains, Journ. Elisha Mitchell Sc. Soc., 1939, 55 : 119 et Bull. Torrey Bot. Club, 1957, 84 : 243; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig, 1941 : 160.

Syn.: *Sphaeria agariciformia* Bolt., Hist Fung., 1789 : 130; *Clavaria capitata* Holmsk., Topsis., 1790, 14 : 38; *Sphaeria capitata* Holms Pers. Comment. de Fung. Clavaef., 1797 145 : et Syn. Fung., 1801, 3; Fries, Syst. Myc. 1823, II : 324, (sect. *Cordyceps*); Desmazieres, Pl. Crypt. France, 1856, fasc. 8, N 379; *Xylaria gracilis* Grev., Cryptogam.

Fl. 1824 II, pl. 86; *Torrubia capitata* (Holms.) Tul. Sel. Fung. Carp., 1865, 3 : 22, pl. II, fig. 10—15; Schroeter, Krypt. Fl. Schles., 1908, 3, 2 : 278; *Cordyceps canadensis* Ellis et Everh., Bull. Torrey Bot. Club, 1898, 25 : 501; *Cordyceps nigriceps* Peck, Bull. Torrey Bot. Club, 1900, 27 : 21; *Cordyceps agariciformia* (Bolt.) Seaver, North Amer. Fl., 1910, 3, 1 : 53. et Mycologia, 1911, 3, 2; 217, pl. LIII, fig. 8—9, Jenkins. Mycologia, 1934, 26, 2 : 220—243, pl. 28, 29, fig. 1.

Стромы одиночные, очень редко скученные по две-три, простые или иногда у вершины разветвляющиеся вилообразно, 3—8 см высоты, хорошо разделяются на ножку и плодущую часть, мясистые, при высыхании кожистые, рыжевато-желтые, при старении чернеющие. Плодущая часть верхушечная, 1,5—3,5 мм выс., эллиптическая или шишковидная, до 1 см толщ. (при высыхании до 6—7 мм), рыжевато-желтая, затем при старении чернеющая, мясистая, плотная, шероховатая от густо расположенных выступающих устьиц перитециев. Ножка охристо-оливковая, цилиндрическая, у основания утолщенная, прямая, выполненная, гладкая, при высыхании бороздчатая, скрученная, чернеющая, до 3—4 мм толщ. Центральная часть стромы белая, мясистая, состоит из тонкостенных, слабо разветвленных гиф, с редкими перегородками, 1,5—6,5 мкм толщ. Парietальная часть незначительная, псевдопаренхиматозная, незаметно переходящая в центральную часть, состоит из желтых тонкостенных слабо ветвящихся гиф, 3,5—4 мкм толщ. Перидий плодущей части до 10 мкм толщ., ножки — 2—3 мкм, состоит из охристых удлинённых клеток 22,5 мкм толщ., с одной-двумя перегородками. Перитеции сначала погруженные, затем выступающие шейками, прямые, ампуловидные, 900—950 × 350—400 мкм. Выходящая часть перитеция до 200 мкм выс., выводящее отверстие до 85 мкм шир. Оболочка перитеция плотная, желтоватая, 20—25 мкм толщ., состоит из 10—13 рядов удлинённых клеток. Аски удлинённо-веретеновидные, 320—390 × 12 мкм, с эллиптической головкой 6,3—7 × 6,3 мкм. Отдельные клетки аско-спор веретеновиднo-цилиндрические, 13—23 × 2—4,5 мкм, с обеих сторон усеченные, в массе зеленоватые.

На плодовых телах *Elaphomyces* sp., в дубовых лесах, расположенных на южных склонах сопok, спускающихся к долине реки, с августа по сентябрь.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Европа, Северная Америка, Япония.

C. ophioglossoides (Ehrh.) Fr. (рис. 83), Summa Veget. Scand., 1849; 381. Link, Handb., 1833, 3 : 347 (описан как *Cordiceps*); Berkeley, Outl. Brit. Fung., 1860: 382 : (описан также как *Cordiceps*); Rabenhorst, Fung. Eur. exsiccati, 1862, fasc. 5, N 442; Cesati et De Notari, Comment. Soc. Crittog. Ital., 1883, fasc. 4, 191; Saccardo, Syl. Fung. 1863, 2 : 574; Winter, in Rabenhorst's Krypt. Fl., Pilz., 1887, 2 : 151; Lewton — Brain, Ann. Bot., 1901, 15 : 521—531; Lloyd, Myc. Writ., 1916, 5 : 609, fig. 856, 857, 859; Mains, Trans. Amer. Phil. Soc., 1935, 74, 4 : 267 et Journal Elisha Mitchell Sc. Soc., 1939, 55 : 119; Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1938, 21, 2 : 295; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 158; Ячевский, Опреd. грибов, 1913 : 265;

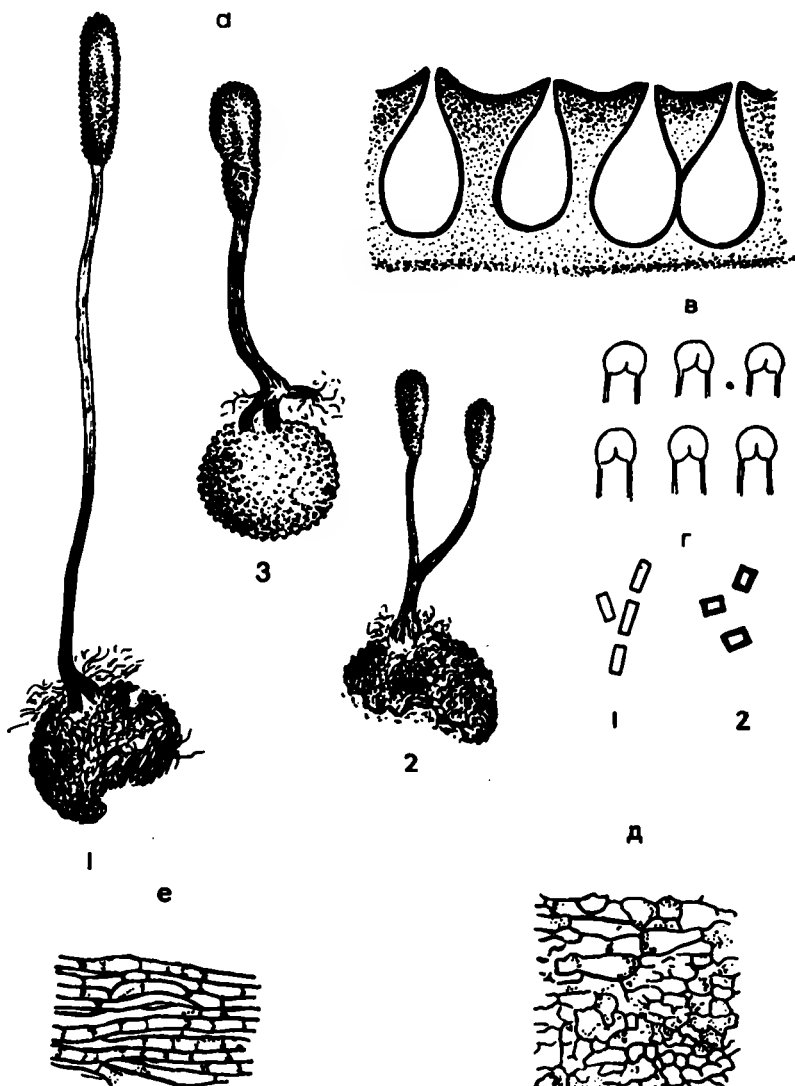


Рис. 83. *Cordyceps ophioglossoides*:
 а — внешний вид: 1, 2 — ориг. ($\times 1$), 3 — по Кобаяси, 1941 ($\times 1,2$); б — продольный срез через плодущую часть стромы ($\times 35$); в — головки асков ($\times 900$); г — отдельные клетки асмоспор: 1 — ориг. ($\times 1400$), 2 — по Кобаяси, 1941 ($\times 1100$); д — поперечный срез через плодущую часть стромы, по Кобаяси, 1941 ($\times 720$); е — поперечный срез через ткани ножки, по Кобаяси, 1941 ($\times 620$).

Parmasto, Loodusuuriyate seltsi aastaraamat, 1959, 51 : 183; Маже-
лайтис, сб. науч. статей Ин-та бот. АН ЛитССР, 1961, 1 : 16—18.

Syn.: *Clavaria parasitica* Willd., Fl. Berol. Prodr., 1787 : 405.
N 178, pl. VII, fig. 17; *Clavaria radicata* Bull., Champ. Fr., 1789 : 195.
pl. 1140, fig. 2; *Sphaeria ophiglossoides* Ehrh., Pers. Comment. de Fung.
Clavaef., 1797 : 144; Persoon, Syn. Fung., 1801 : 4; Berkeley, Hooker,
Engl. Fl., 1836; 5, 2 : 233; Corda, Sturm, Deutschl. Fl. 1837, 3 : 143,
pl. 64; Tulasne, Ann. Sci. Nat., 1860, 13 : 1819; *Sphaeria radicata* DC.
Fl. Fr., 1805, 2 : 283; *Torrubia ophiglossoides* (Ehrh.) Tul., Sel. Fung.
Carp., 1865, 3 : 20, pl. II, fig. 1—9; *Torrubia parasitica* (Willd.) Schroe-
ter. Krypt. Fl. Schles, 1908, 3, 2 : 277; *Cordyceps parasitica* (Willd.)
P. Heun., Nerthus, 1904, 6 : 4, fig. 20; Seaver, North Amer. Fl., 1910,
3, 1 : 53 et Mycologia, 1911, 3, 2 : 218, pl. LIII, fig. 12—13; Migula
in Krypt. Fl. 1913, 3, Pilze, Teil, 3, Abt. 2 : 766.

Строма оливковая, одиночная, реже их по две, простая или раз-
двоенная, 4—10 см выс., выходит на поверхность в центре поражае-
мого субстрата, прямая или слегка изогнутая, хорошо разделяется
на плодущую часть и ножку.

Плодущая часть эллиптическая или булабовидная, сплюснутая
или выполненная, 6—15 см выс., 3,5—9 мм толщ., шероховатая от
устыц выступающих перитециев, оливковая, при старении чер-
неющая.

Ножка цилиндрическая, 1—3 мм толщ., оливковая, слегка чер-
неющая, гладкая, у основания опушена желтыми сплетениями гиф.
Центральная часть стромы сравнительно тонкая, состоит из шести-
семи слоев довольно сплюснутых гиф, слабосептированных. После-
дующий, париетальный слой состоит из тонкостенных желтых гиф,
2 мкм толщ. Перидий охристо-оливковый, состоит из псевдопаренхи-
матозных клеток 1,7—2,2 мкм в диам. Во внутренних слоях ножки
можно различить только два слоя: центральный (гифы его уплотнен-
ные, слабосептированные, желтые, с гранулированным содержимым,
1,7—3,5 мкм); перидий состоит из гиф 1,4—2,8 мкм толщ., оливковый.
Перитеции прямые, погруженные, яйцевидные, 600—700 × 260—
370 мкм, стенки желтоватые, до 70 мкм толщ., с устьцем 53—73 мкм
выс. Аски цилиндрические, 330 × 6,3—7,5 мкм, со сплюснуто-шаро-
видной верхушкой, 4,8—5 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, 1,5—
2 мкм толщ., распадаются на цилиндрические клетки, 2,8—3,2 мкм дл.

На плодовых телах разных видов рода *Elaphomyces*, в различных
типах леса, с июля по сентябрь.

Распространение в СССР: ЭССР, ЛитССР, УССР.

Общее распространение: Европа, Северная Америка, Китай,
Япония.

S. sclerotium Quélet em. Y. Kobayasi (рис. 84), Journ. Jap. Bot.,
1980, 55, 3 : 88, fig. 4.

Стромы группами по две, располагаются на верхнем конце скле-
роция, у основания сросшиеся, толстые, не разделяются на плодущую
часть и ножку, цилиндрические, тупо усеченные на верхушке, мя-
систые, 3 мм выс., 0,5—0,8 мм толщ., белые, слегка пушистые. Внут-
ренняя ткань однородная, белая, состоит из толстостенных гиф 2—

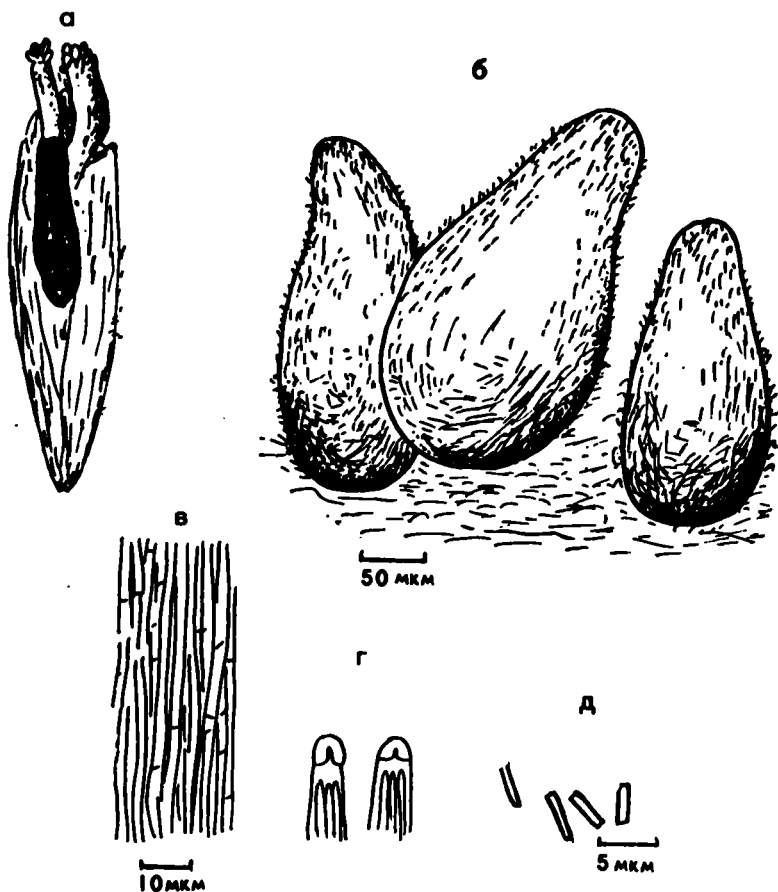


Рис. 84. *Cordyceps sclerotium* (по Kobayasi, 1980):

а — стромы на склеротии, выступающей из завязи ($\times 7$); б — перитеции; в — внутренняя ткань стромы; г — верхушечная часть аскоспор; д — отдельные клетки аскоспор.

3 мкм толщ. Перитеции полупогруженные, при созревании выступают на поверхность и становятся почти поверхностными, сгущены только на самой верхушке стромы, немногочисленны, $260\text{--}360 \times 130\text{--}170$ мкм. Аски $210\text{--}300 \times 4\text{--}6$ мкм, с полушаровидными головками, 2,5 мкм в диам., 4–6-споровые. Аскоспоры нитевидные, распадаются на отдельные клетки $3\text{--}4 \times 1$ мкм.

На склеротиях *Claviceps purpurea*.

Распространение в СССР: РСФСР (Краснодарский край).

Общее распространение: Европа.

Примечание. Вид очень интересен строением и приуроченностью к субстрату-хозяину. Экземпляр, по которому приводим описание, был предоставлен нам еще в 1962 г., но отнести его даже к роду *Cordyceps* мы не смогли, поскольку считали его артефактом, хотя были знакомы с литературными данными о возможности поражения *Claviceps purpurea* видами *Cordyceps clavicipitis* и *C. clavi-*

cipiticola (Kobayasi, 1941). Сравнение с диагнозами этих видов не приело к положительному решению.

Изучая коллекции кордицепсов в гербариях Парижа, И. Кобаяши обнаружил образец, который был собран Л. Келе, но не описан в литературе. Он оказался новым для науки, несмотря на то что совсем недавно был описан еще один новый вид на *Claviceps* — *C. ergoticola* Tanada et Kawatani (Kobayasi, 1980).

В диагнозе *C. sclerotium*, составленном И. Кобаяши, отсутствуют размеры асков. Поскольку мы располагали этими данными, то считаем возможным приводить их при описании вида, хотя больше образцы этого вида нам не попадались.

Ключ для определения секций и видов подрода Fusicordyceps Koval.

1. Стромы булабовидные секция *Clavulatae* (с. 242) 2
- Стромы шаровидно-яйцевидные секция *Sphaero-ovatae* (с. 256) 7
2. Стромы белые, рыжие, оранжево-красные, розовато-красные, бурые, и т. п., ножка сравнительно короткая и не превышает более чем в два раза длину плодущей части, почти не отличается по толщине и консистенции 4
- Стромы желтоватых оттенков, ножка изящная, длинная, превышает длину плодущей части в 8—12 раз, тоньше в два-три раза и отличается по консистенции 3
3. Стромы светло-кремово-желтые, желтоватые, желто-серые, коричнево-желтые, ножка коричнево-красная, перитеции при созревании выступают на поверхность, придавая плодущей части своеобразный вид и шершавость, на осах (Hymenoptera) *C. sphecocephala* (с. 246)
- Стромы светло-желтые, палевые, при старении охристые или темно-кремово-желтые, с четкими черными точками устьиц глубокопогруженных перитециев, ножка сначала одного цвета с плодущей частью, потом становится у основания темнее, на личинках цикад (Hemiptera) *C. tricornis* (с. 252)
4. Стромы одиночные, редко по две, булабовидные, без стерильного кончика 5
- Стромы группами по две — четыре, цилиндрические, со стерильным кончиком 6
5. Строма овальная, белая, сероватая, 6—7 мм выс., на куколках чешуекрылых (Lepidoptera) *C. doassansii* (с. 242)
- Строма булабовидная, оранжево-красная, буреющая, до 5 см выс., на личинках жуков (Coleoptera) *C. pseudoinsignis* (с. 246)
6. Стромы прямые, простые, рыжие, до 3 см выс., плодущая часть при созревании перитециев становится шероховатой, но не мохнатой *C. miniata* (с. 244)
- Стромы изогнутые, обычно у основания или посредине разветвленные, 1,5—7 см выс., розовато-светло-, серо-красноватые, часто с оранжевым или розоватым оттенком, плодущая часть при созревании перитециев становится мохнатой *C. variegata* (с. 254)
7. Плодущая часть яйцевидная или шишковидная, строны нежные 8

- Плодущая часть полушаровидная или дисковидная, стромы более плотные 9
- 8. Строма одиночная, прямая, светло-рыжая, с более темными чешуйками до 3 см выс *C. evanogorgiae* (с. 263)
- Стромы группами по две — четыре, изогнутые, оранжевато-коричневые, серовато-желтые или коричневые *C. formicarum* (с. 264)
- 9. Стромы коричневые, чернеющие, на желтой бороздчатой ножке, в верхней части которой образуются многочисленные чешуйки, 30—35 мм выс., на чешуекрылых (Lepidoptera) *C. atropuncta* (с. 256)
- Стромы оранжево-коричневые, бледно-охристые с оранжевым или рыжим оттенком, при старении светло-коричневые или коричневые, 2,5—8 мм выс., на мухах (Diptera) *C. dipterigena* (с. 260).

Секция *Clavulata*

C. doassansii Pat., (рис. 85) Tab. Anal. Fung., 1885: 213, fig. 494. Sacc., Syll. Fung., 1891, 9: 1000; Cooke, Veg. Wasps, 1892: 215, fig. 38; Massee, Ann. Bot., 1895, 9: 26; Petch, Trans. Brit. Myc. Soc., 1933, 18, 1: 53; Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941: 173; Коваль, Нов. сист. низш. раст., 1974, 11: 207, рис. 1; Опред. энтомоф. грибов СССР, 1994: 101, рис. 75.

Мицелий светло-желтый, хорошо заметный, покрывает почти всю поверхность куколки или кокона насекомого и пронизывает всю полость их. Гифы бесцветные, 3—4 мкм толщ., септированные. Строма белая, при старении сереет, плотная, до 6—7 мм выс., одиночная, простая, с отчетливо выраженной плодущей частью в виде овальной головки 2,5—5 мм шир., выходит из передней части. Ножка одноцветная, 3—5 мм дл. и 1,5—5 мм шир., у основания густо покрыта белым мицелием. У молодых экземпляров часто опушена вся строма. (По диагнозу автора вида головка 5—8 мм шир. с более широкой ножкой, до 1 см). Перитеции сначала погруженные, потом выступают и погружены только основанием, обильные, прямые, овальные отверстия их часто прикрыты выходящими склеившимися аскоспорами и поблескивают на ярком солнечном свете, 200—230 × 120—735 мкм. Аски цилиндрические, 8-споровые, 100—110 × 10—14 мкм, быстро расплывающиеся, с шаровидной и слегка приплюснутой головкой, которая слабо заметна из-за почти одинаковой ширины аски, 5—6 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, 80—90 × 2,9—4,5 мкм, с многочисленными перегородками; после освобождения из асок распадаются на цилиндрические клетки с тупыми концами, 5—7 × 2,9—4,5 мкм.

Анаморфа — *Hirsutella patoulliardii*.

Hirsutella patoulliardii Koval (рис. 86), Нов. систем. высш. и низш. раст., 1976: 207, рис. 5.

Образуется на тех же стромах, на которых позже формируется и телеоморфа. Коремии простые, желто-кремовые, 5—8 мм выс., с отчетливо выделяющейся головкой до 0,5 мм в диам. и ножкой

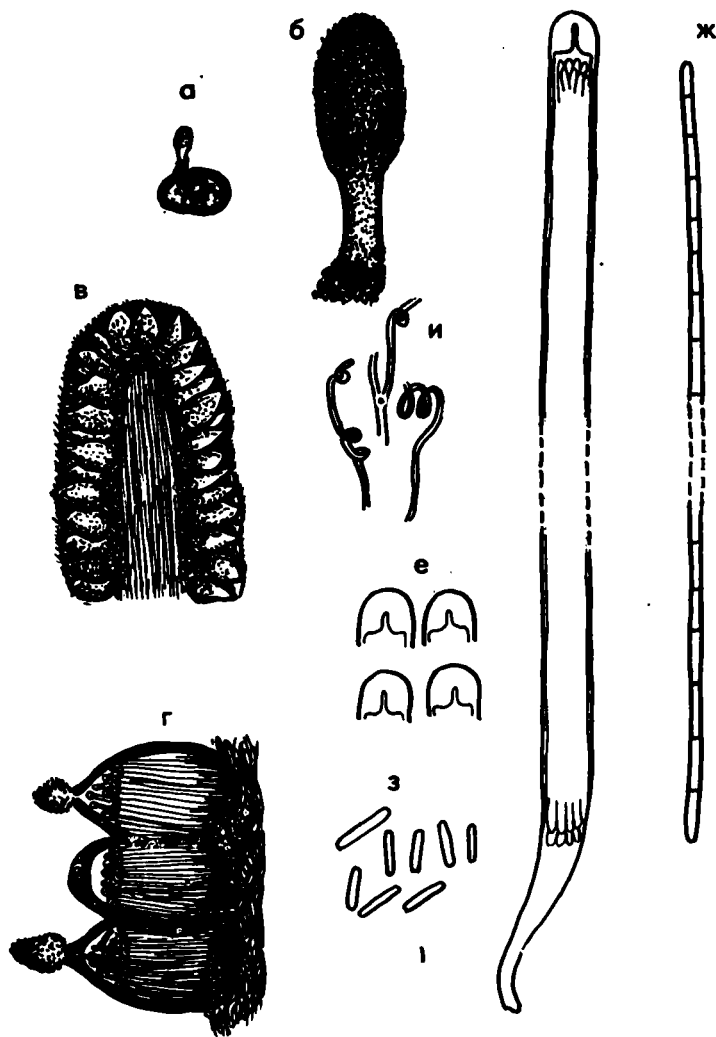


Рис. 85. *Cordyceps doassansii*:

а — строма на куколке чешуекрылых ($\times 1$); б — отдельная строма с еще незрелыми перитециями ($\times 5$); в — продольный срез через строму с незрелыми перитециями ($\times 30$); г — участок продольного среза через строму с созревшими перитециями ($\times 100$); д — аска ($\times 900$); е — головки асков ($\times 900$); ж — аскоспора ($\times 900$); з — отдельные клетки аскоспор ($\times 900$); и — гифы опушения ножки и основания стромы ($\times 280$).

более темной окраски, почти коричневой, 4,5—7,5 мм выс., ровной, гладкой. Фиакиды скученные, удлинненно-конические, до 20 мкм выс., 2,5 мкм шир. у основания и 1 мкм у вершины. Стеригмы 4×1 мкм. Конидии шаровидные, 4,5 мкм в диам., или яйцевидные, $3 \times 4,5$ —5 мкм, бесцветные.

На коконах и куколках чешуекрылых (Lepidoptera).

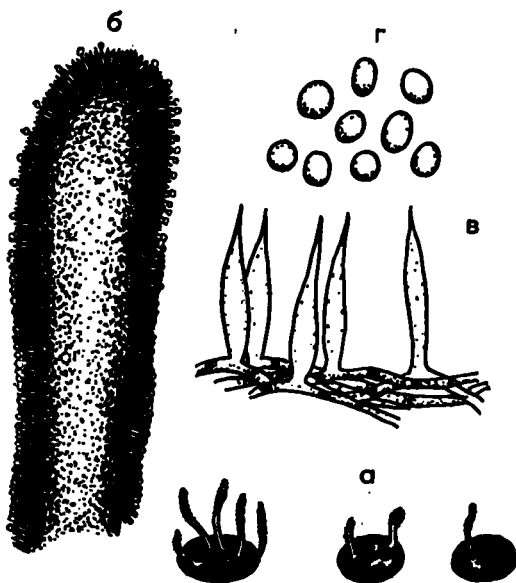


Рис. 86. *Hirsutella patouilliardii*:

а — корнели на куколках чешуекрылых ($\times 1$), б — продольный срез через корнелию ($\times 100$); в — конидии ($\times 900$); г — конидии ($\times 1100$).

анаморфой, поэтому считаем, что *C. doassansii* хорошо отличимый самостоятельный вид.

Автор вида Патульяр в диагнозе *C. doassansii* приводит краткое описание анаморфы, но без названия, что послужило основанием назвать ее в честь первого исследователя.

C. miniata J. Moureau (рис. 87), *Lejeunia*, 1961, 15 : 22, fig. 7a, 7b. Коваль, Нов. сист. низш. раст., 1977, 14 : 87, рис. 4.

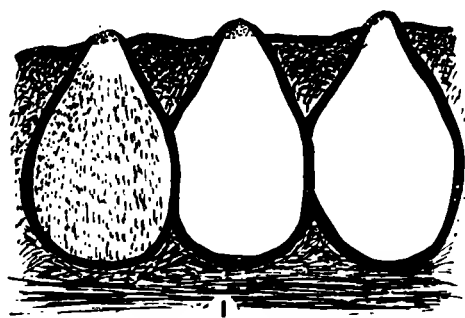
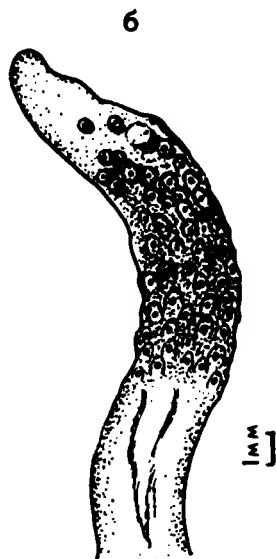
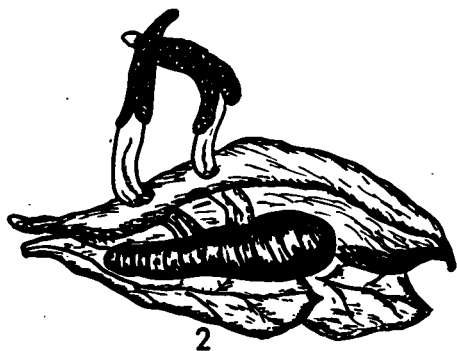
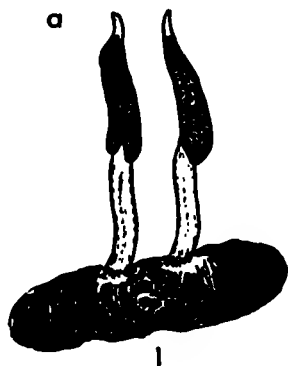
Мицелий погруженный в полость насекомого, на поверхности выступает лишь в местах выхода стром. Гифы кремоватые, 4—5 мкм толщ. Стромы скученные, булавовидные, прямые или слегка изогнутые, до 3 см выс., рыжие. Плодущая часть верхушечная, цилиндрическая, со стерильным кончиком, слегка утончающимся, 10—15 мм выс. и 2,5 мм шир., рыжевато-желтая, при старении и высыхании рыжевато-коричневая. Ножка изогнутая, слегка бороздчатая, у основания сплюснутая, до 2 мм толщ., бледно-рыжая. Перитеции сначала погруженные, позже выступающие почти до половины своей высоты, прямые или участками располагаются косо, рассеянные или густо скученные, яйцевидные, 260—30 $\times$ 170—200 мкм, или шаровидно-приплюснутые, 250—350 $\times$ 275—320 мкм. Аски цилиндрически-булавовидные, 8-споровые, 135—170 $\times$ 5—8,5 мкм, к основа-

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край, почти повсеместно), БССР (заповедник «Беловежская пуща»).
Общее распространение: Франция.

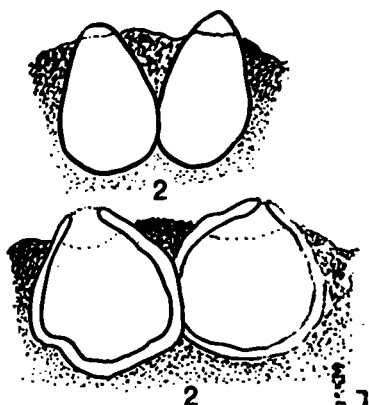
Примечание. *C. doassansii* необоснованно отнесен Й. Кобаяши к синонимам *C. clavulata* (Kobayasi, 1941), хотя более поздние исследователи этого рода — Ж. Моро и Э. Мейнс — не разделяют его мнения. Ж. Моро (Moureau, 1949) описывает новый вид *C. aurea* и сравнивает его с *C. doassansii*, считая их близкими, что дает нам основание сделать вывод о признании *C. doassansii* самостоятельным видом и этим исследователем. По диагнозам *C. doassansii* и *C. clavulata* хорошо различаются между собой количеством, цветом и микроструктурой стром, размерами асков и отдельными клетками аскоспор, насекомым-хозяином, а также

Рис. 87. *Cordyceps miniata*:

а — внешний вид стром: 1 — orig. ($\times 1$), 2 — по Moureau, 1961, б — плодущая часть стромы, по Moureau, 1961; в — продольный срез через перитеции: 1 — orig. ($\times 45$), 2 — по Moureau, 1961; г — головки асков ($\times 1100$); д — верхушка аски с аскосп. рами, по Moureau 1961; е — отдельные кл. аскоспор ($\times 1400$).



в



100 мкм



нию вытянуты в ножку, на вершине с шаровидно-приплюснутой головкой $6-8 \times 10-12$ мкм. Отдельные клетки аскоспор веретеновид-по-цилиндрические, с округленными концами, $8-10 \times 1-1,5$ мкм.

На куколках чешуекрылых (Lepidoptera).

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край), во влажных лесах, с июля по сентябрь.

Общее распространение: Африка (Конго).

Примечание. Вид очень близок к *C. militaris*, но строение отдельных клеток аскоспор, габитус и цвет стромы позволяют признавать его самостоятельным видом, хотя идентифицирование затруднительно. В Приморье очень редок. Интересен ареал его, поскольку есть и другие виды с восточноазиатско-африканским ареалом. Очевидно, можно ожидать, что будет обнаружен и в граничащих с Советским Союзом странах, так как описан сравнительно недавно.

C. pseudoinsignis J. Moureau (рис. 88), *Cordyceps du Congo Belge*, 1949 : 34, fig. 14. Коваль, Нов. систем. низш. раст., 1977, 14 : 88, рис. 6.

Мицелий белый, на поверхность выступает плотными поясками между сегментами брюшка насекомого. Гифы $4-5$ мкм, с толстой оболочкой, септированные, с расстоянием между клетками $10-12$ мкм. Стромы плотные, крепкие, мясистые, одиночные или по две-три, простые или сразу у основания дихотомически разветвленные, до 5 см выс. и 4 мм толщ., при высыхании сплюснутые, почти бурые. Плодущая часть верхушечная, булабовидная или цилиндрически-булабовидная, оранжево-красноватая $15-17$ мм дл., $3-5$ мм толщ., слегка скошенная и с глубокой стерильной бороздкой при переходе в ножку, на вершине тупо закругленная. Ножка цилиндрическая, прямая, желто-оранжевая или желто-охристая, до появления перитециев почти одного цвета с плодущей частью, до 2 мм толщ. Перитеции сначала погруженные, позже погружены лишь основанием, примерно на $1/3$, с красно-коричневыми отверстиями, удлинено-эллиптические, удлинено-грушевидные или удлинено-булабовидные, $900-1100 \times 200-350$ мкм. Аски цилиндрические, $700-800 \times 5-6$ мкм, многоспоровые. Аскоспоры нитевидные, $1,5-2,5$ мкм толщ., распадаются на цилиндрические клетки с закругленными концами $1,5-2,5$ мкм дл.

На личинках хрущей (*Melolontha* sp., отр. Coleoptera), в долиньных лесах, с июня по сентябрь.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморье, Спутинский заповедник).

Общее распространение: Африка (Конго).

Примечание. Вид очень близок к *C. insignis* Cooke et Ravenel, который встречается на личинках жуков в Центральной и Южной Африке, а также в Северной Америке, но в СССР пока не обнаружен. *C. pseudoinsignis* собран только в одном районе, причем очень ограниченном, хотя встречался там на протяжении нескольких лет. Вид также очень близок к *C. melolonthae*, хотя сам автор об этом не упоминает.

C. sphecocephala (Klotzsch ex Berk.) Sacc. (рис. 89) *Michelia*, 1879, 1 : 321. Cooke, Veg. Wasps, 1892 : 49; Seaver North American Flora, 1910, 3, 1 : 51; Mycologia, 1911, 3 : 214, pl. 54, fig. 3-4; Lloyd. Myc.

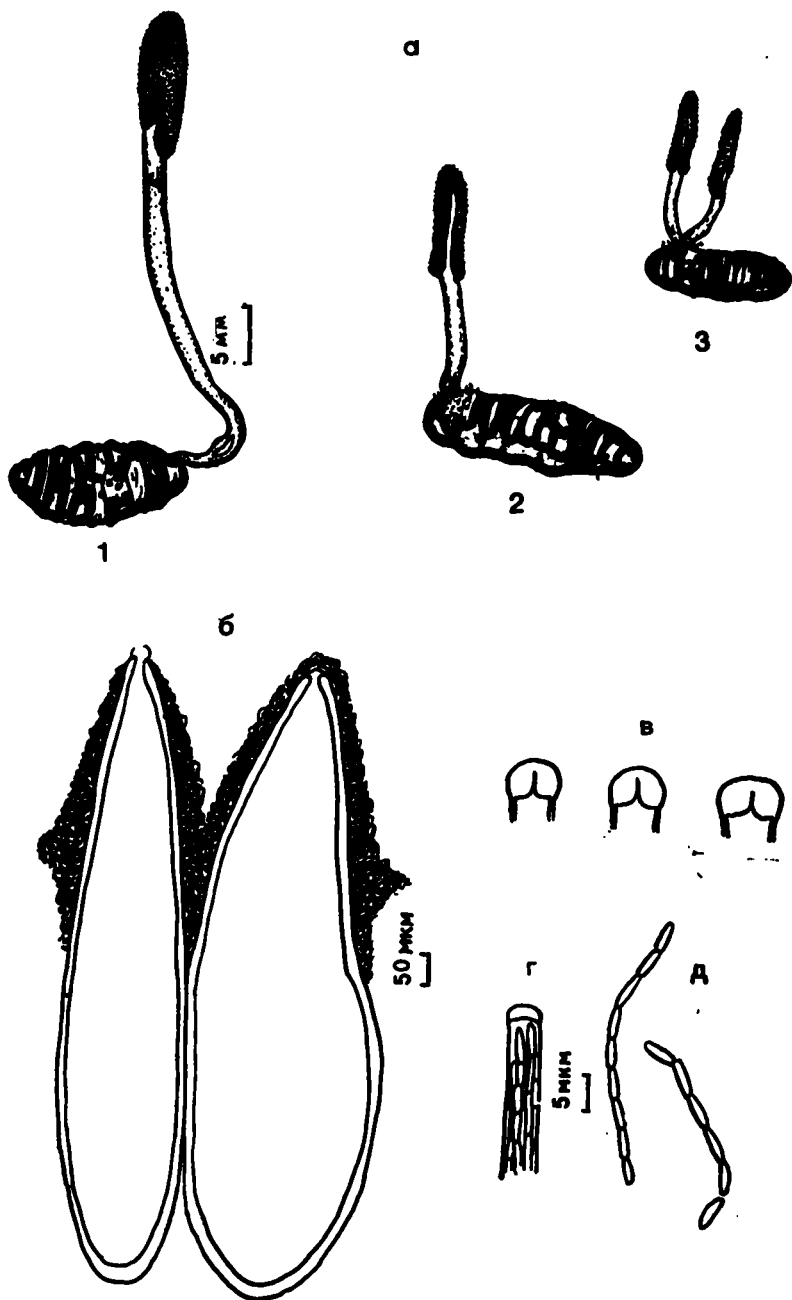


Рис. 88. *Cordyceps pseudoinsignis*:
 а — внешний вид стром: 1 — по Mougeau, 1949, 2, 3 — ориг. ($\times 1$); б — продоль-
 ный срез через перитеции; в — головки асков ($\times 1400$); г — верхняя часть аски
 с аскоспорами; д — отдельные клетки аскоспор (б, г, д — по Mougeau, 1949).

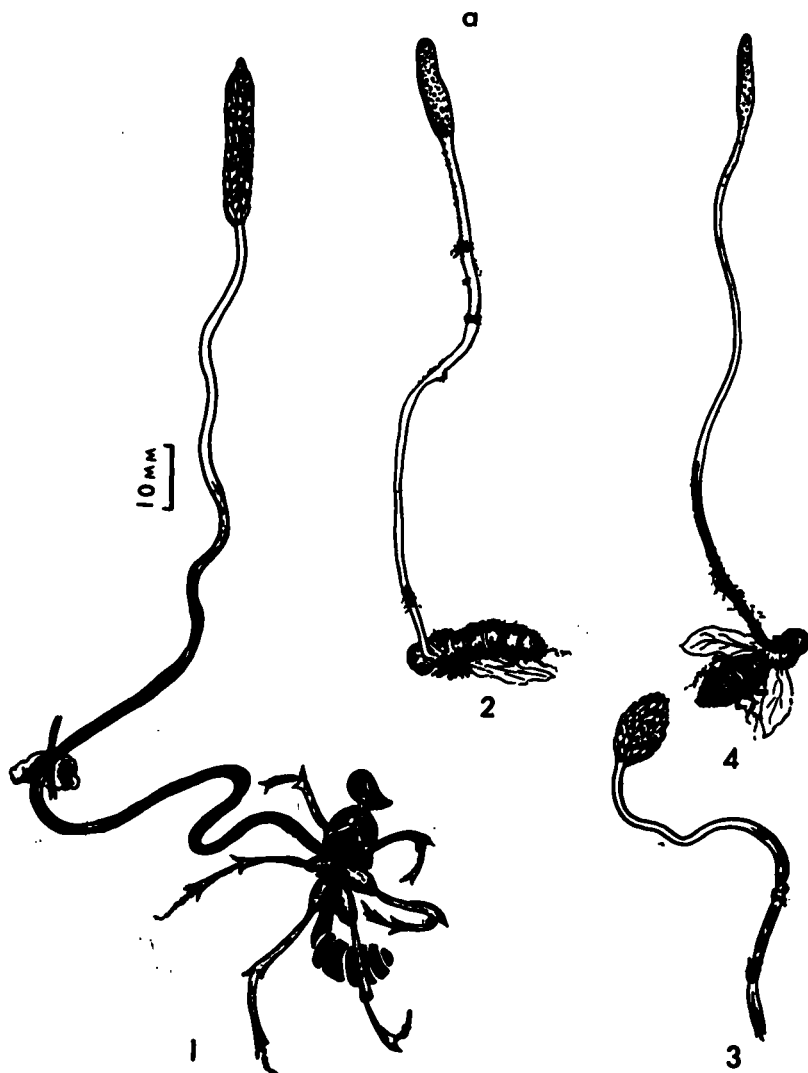
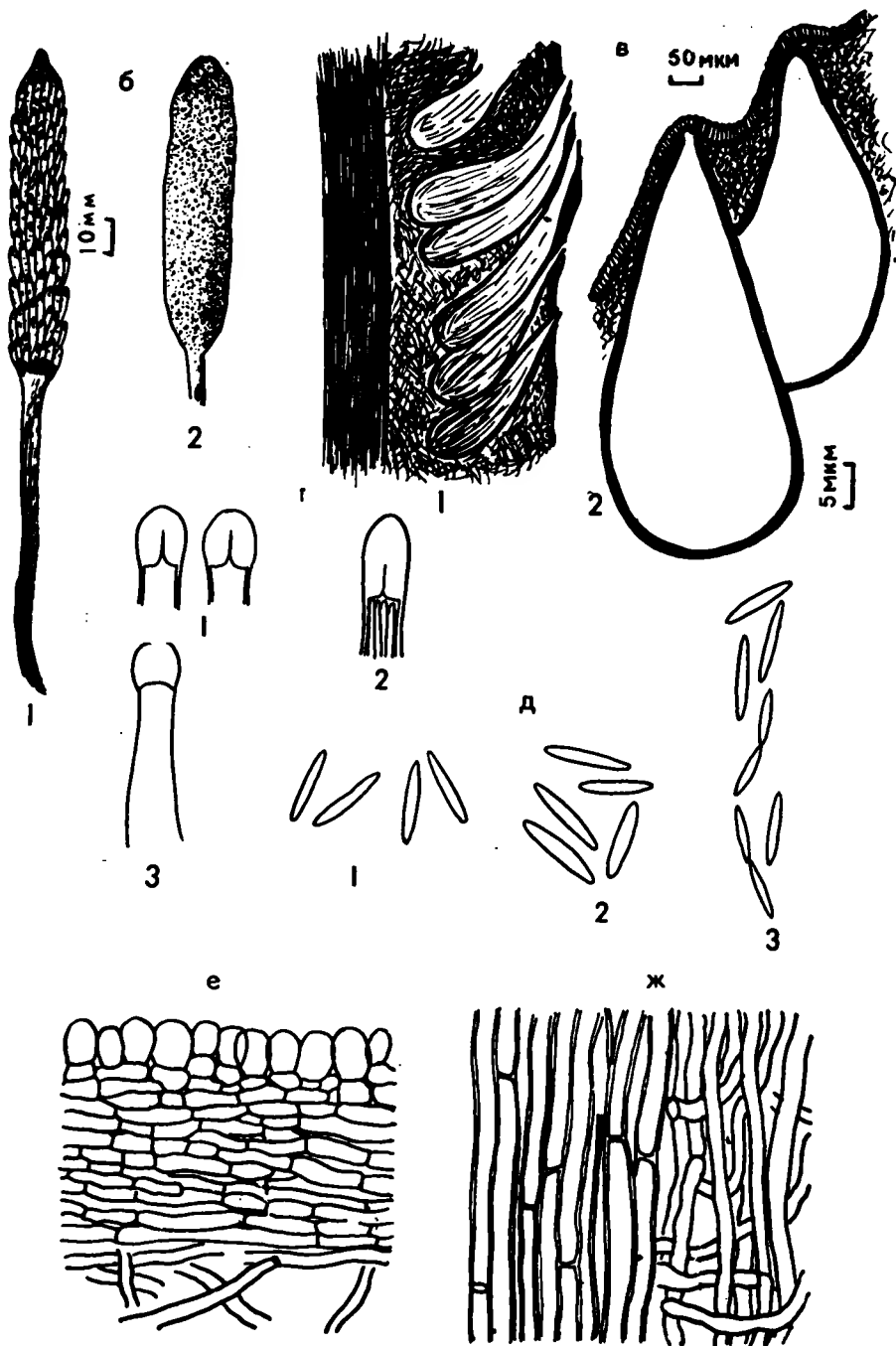


Рис. 89. *Cordyceps sphecocephala*:

а — внешний вид стромы: 1 — по Mougeau, 1949, 2 — по Kobayasi, 1941 ($\times 1,3$), 3 — по Maina, 1958 ($\times 6$), 4 — ориг. ($\times 1$); б — плодущая часть стромы: 1 — по Mougeau, 1949, 2 — по Kobayasi, 1941 ($\times 1,3$); в — часть продольного среза через плодущую часть стромы: 1 — по Kobayasi, 1941 ($\times 22$), 2 — по Mougeau, 1949; г — головки асков: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, 1941 ($\times 650$), 3 — по Mougeau, 1949; д — отдельные клетки аскоспор: 1 — ориг. ($\times 1100$), 2 — по Kobayasi, 1941 ($\times 1100$), 3 — по Mougeau, 1949; е — поверхностный слой плодущей части ($\times 720$); ж — поверхностный слой ножки ($\times 720$) (е—ж) — по Kobayasi, 1941).

Writ., 1916, 4 : 544, fig. 746; Let. 5, 1916, 63 : 13; Let. 6, 1917, 66 : 11. Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1932, 17, 2 : 173; 1938, 21, 2 : 227. Teng. Contr. Biol. Lab. Sc. Soc. China, 1932, 8 : 54; Sinensia, 1934, 6 : 288, fig. 17; A contr. to our knowledge of the higher fungi in China



1939 : 36. Kobayasi, Bull. Biogeogr. Soc. Jap., 1939, 9 : 279, fig. 4; Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 187, fig. p. 188. Moureau, Cordyceps de Congo Belge, 1949 : 43, fig. 19; Mains, 1958, 30, 2, 204; fig. 34—36; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 117, рис. 104; Fassatiova e. a., 1978; Kobayasi, Journ. Jap. Bot., 1980, 55, 12 : 367.

Syn.: *Sphaeria sphecocephala* Klotzsch ex Berk., Hooker Lond. Journ. Bot., 1843, 2 : 206; *Plistophthora antillarum* Lebert, Siebold's Zeitschr. f. wiss. Zool., 1858, 9 : 452, pl. 17, fig. 18—26, *Torrubia sphaeocephala* (Klotzsch ex Berk.) Tul., Sel. Fung. Carp. 1865, 3 : 18, pl. 1, fig. 5—9; *Cordyceps sphaeocephila* Berk. et Curt., Fung. Cub. no. 751 in Journ. Linn. Soc., 1869, 10 : 376; Spegazzini, Ann. Soc. Cient. Arg., 1881, 207 : 215; Saccardo, Syl. Fung., 1883, 2 : 507. *C. sphecocephala* Massee, Ann. Bot., 1895, 9 : 13; *C. lachnopoda* Penz. et Sacc., Malpighia, 1897, 9 : 521; Icon. Fung., Jav., 1904, 55, pl. 38, fig. 1; Saccardo, Syl. Fung., 1899, 14 : 658; Overeem, Trop. Natuur, 1925, 14 : 174, fig. d—d; Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1933, 18 : 1; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 179; Moureau, Cordyceps du Congo Belge, 1949 : 43; *C. thyrsoides* Moller, Phyco. u. Asco, 1901; 221, pl. 6, p. 90, 91; Saccardo, Syll. Fung., 1902, 16 : 614; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 192; *Torrubia sphaeocephila* Schroet., Krypt. Fl. Schles, 1905, 2 : 277.

Мицелий на поверхности пораженного насекомого распространяется участками, хорошо заметен, паутинистый или войлочный, сначала белый, с возрастом приобретает коричневые или коричнево-рыжеватые оттенки. Внутри насекомого гифы сначала пронизывают полость, постепенно выполняя и мумифицируя ее до полного образования склероция. Клетки склероциальной ткани овальные или грушевидные, бесцветные, 19—25 × 9—13 мкм. Гифы тонкостенные, слабо разветвленные, с гранулированным содержимым, 2—7,5 мкм. Стромы одиночные, выступают на поверхность между первыми сегментами и головой пораженного насекомого, 2—10 см выс., мясистые, при созревании кожистые, светло-кремовые, желтоватые, желто-серые или коричнево-желтые, хорошо разделяются на плодущую часть и ножку, одноцветные. Плодущая часть яйцевидная, удлиненно-яйцевидная или почти цилиндрическая, 2—8 × 1,5—3 мм, гладкая, при высыхании становится продольноморщинистой. Ножка нитевидная, 0,3—1 мм толщ., изогнутая, иногда причудливо закрученная, гладкая или немного клейкая. Центральная часть стромы состоит из расположенных продольно гиф, очень плотно сросшихся, бесцветных, 2—3 мкм толщ., с расстоянием между перегородками 10—12 мкм, последующий слой плодущей части составлен более толстыми гифами — 4,5—5 мкм толщ., слабоокрашенными, слегка переплетающимися. Кончики гиф поверхностного слоя заканчиваются пузыревидными паренхиматозными клетками 7—10 мкм дл., 5—7 мкм шир., окрашенными в бледно-охристый цвет, образуют кортекс до 15 мкм толщ. Поверхностный слой ножки состоит из слабо переплетающихся продольных коричневых гиф, до 5 мкм толщ., с хорошо заметными оболочками, малосептированных. Перитеции удлиненно-ампуловидные или конические, 900—1200 × 210—300 мкм, расположенные косо,

скупенные, с изогнутыми, довольно длинными шейками, с бурыми стенками. Аски цилиндрические, $450-660 \times 5-7,5$ мкм, 8-споровые с шаровидной головкой 6 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, густосептированные, почти такой же длины, как аски, $1,5-2$ мкм шир., распадается на многочисленные отдельные веретенovidные клетки $8-12$ мкм дл.

Анаморфа — *Hymenostilbe sphecophila*.

Hymenostilbe sphecophila (Ditmar ex Fr.) Petch sensu Petch. Petch, Trans. Br. Mycol. Soc., 1937, 21, 1 : 55; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig. 1941 : 188; Mains, Mycologia, 1950, 42, 4 : 586.

Syn.: *Isaria sphaecophila* Ditm. ex Fr., Syst. Mycol., 1832, 3 : 275.

Коремии многочисленные, поднимаются из торакальной области пораженного насекомого, мясистые, 3 см выс., 0,5 мм толщ., нежные, нитевидные, состоят из продольных, параллельно расположенных гиф. Фиакиды булабовидные или удлинненно-цилиндрические, $16-24 \times 4-5$ мкм, заостренные на вершине, возникают как боковые клетки гиф поверхностного слоя, располагаются очень плотно, образуя палисадный слой. Конидии веретенovidные, $6-12 \times 2,5-3,5$ мкм.

На осках (*Vespa* sp., отр. Hymenoptera), в смешанных лесах, посадках, в небольших углублениях и канавках с переувлажненными листьями, обычно само пораженное насекомое в большей или меньшей степени прикрыто листьями, а на поверхности выступает сама строма.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморье, долины рек Даубихе и Майхэ, Владивостокский, Хасанский, Тетюхинский р-ны).

Общее распространение: Северная, Центральная и Южная Америка (Куба), Китай, Восточная Индия, Япония, Африка (Конго).

П р и м е ч а н и е. Вид принадлежит к числу распространенных и давно известных. Несмотря на ряд хорошо отличительных, постоянных признаков, ему присущи и такие, которые определяются экологическими условиями: форма и цвет стромы, наличие стерильной верхушки и т. д. Это привело к разногласиям и синонимике, которая до сих пор не выяснена. Мы придерживаемся в основном мнения И. Кобаяши (Kobayasi, 1941), с которым не совсем согласны Э. Мейнс (Mains, 1958) и Ж. Моро (Moureaux, 1949), а также дополняем его сведениями Т. Петча (Petch, 1938). Э. Мейнс приводит только четыре синонима — *Sphaeria sphecocephala* Berk., *Polistophthora antillarum* Lebert, *Torrubia sphecocephala* Tul. и *Cordyceps sphecophila* Berk. et Curt. Несмотря на то что Э. Мейнс хорошо знаком с этим видом по многочисленным личным сборам и гербарным образцам других исследователей, он все же не полностью разобрался в его объеме и биологии. Э. Мейнс, в отличие от И. Кобаяши, утверждает, что *C. rugigarii* Speg. является самостоятельным видом и не включает его в список синонимов (Mains, 1948). Ж. Моро не высказывает своего мнения, придерживаясь мнения Т. Петча, с которым у нас нет оснований не соглашаться, и поэтому мы дополняем список синонимов по Т. Петчу. Это особенно касается видов *C. lachnopus* Penz. et Sacc. и *C. thyrzoides* Moeller, которые И. Кобаяши считает самостоятельными. Мы согласны с описанием Т. Петча и глубоко убеждены, что эти виды, а также *C. oxysperphala* Penz. et Sacc. действительно идентичны *C. sphecocephala*. Нам непонятно, почему И. Кобаяши, находивший эти виды в Японии, считает их различными, подтверждая данными их сравнения (табл. 6).

Если учесть указание Ж. Моро, что он собирал экземпляры с таким же стерильным кончиком и с хорошо выступающими перитециями, то анализ данных табл. 6, несомненно, приводит к выводу, что эти отклонения не могут считаться отличительными признаками двух видов, тем более что остальные данные диаг-

Таблиц 6. Сравнение размеров основных структур *C. sphecocerphala* и *C. oxycerphala*

Название вида	Форма плодущей части	Наличие стерильного кончика	Строение поверхности	Размер паритецнев, мкм	Размер асков, мкм
<i>C. sphecocerphala</i>	Цилиндрическая или веретеновидная	—	Гладкая	1000—1200	650
<i>C. oxycerphala</i>	Вытянутая, заостренная на конце	Есть вытянутый кончик	Шероховатая от устьиц перитецнев	700—1000	550

ноза, ареала и рода пораженного насекомого совпадают. И. Кобаяши относит *Torrubia gentilis* Ces., *Cordyceps gentilis* (Ces.) Sacc. и *C. puiggarii* Speg. к синонимам *C. oxycerphala*, еще больше подкрепляя самостоятельность последнего.

Cordyceps sphecocerphala у всех исследователей значится с разными авторами: *C. sphecocerphala* (Kl.) Sacc. (Kobayasi, 1941); *C. sphecocerphala* (Klotzsch) Berk. et Curt. (Moureaux, 1949); *C. sphecocerphala* (Berk.) Sacc. (Mains, 1958). На самом деле, следуя правилам приоритета (Джеффри, 1980), правильно считать следующий порядок написания авторов: *C. sphecocerphala* (Klotzsch ex Berk.) Sacc. Следует также обратить внимание на путаницу в орфографии этого вида, допускаемую многими авторами, и употребления видового эпитета «*sphaecocerphala*» вместо данного автором «*sphecocerphala*», хотя этимология этого составного эпитета в данном случае не может объясняться значением, с которым могло бы быть связано название вида.

Анаморфа *C. sphecocerphala* была описана как *Isaria sphecophila* Ditsh., а позже отнесена Т. Петчем к роду *Hymenostilbe* (Petch, 1937). Однако Р. Самсон и Г. Эванс (Samson, Evans, 1975) высказывают сомнения по этому поводу. Поскольку у нас анаморфа не отмечена, мы приводим диагноз по Э. Мейнсу (Mains, 1950), хотя сам он в более поздних работах и завершающей сводке по кордицепсам Америки (Mains, 1958) почему-то совсем не упоминает о связи *Hymenostilbe sphecophila* с *C. sphecocerphala*, как и по неизвестной причине не приводит его изображения.

C. tricentrus Yasuda ex Lloyd (рис. 90), Myc. Writ., 1915, 4, let. 60 : 14. Bot. Mag. Tokyo, 1922, 36 : 51; Lloyd, Myc. Writ., 1916, 4 : 568, fig. 775, 776; Myc. Writ., 1919, let. 60 : 15; Saccardo, Syll. Fung, 1926, 24 : 700; Teng Contr. Biol. Lab. Sc. Soc. China, 1932, 8 : 54; Hara, Honzo, 1933, 10 : 80; Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 185, fig. p. 186; Mains, Lloydia, 1957, 20, 4 : 226; Bull. Torr. Bot. Club, 1959; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 116, рис. 103.

Сын.: *Cordyceps aphrophorae* Yasuda, Bot. Mag. Tokyo, 1922, 36 : 51; *C. sphecocerphala* Teng, Sinensia, 1924, 4 : 288, fig. 18.

Мицелий на поверхность пораженного насекомого не выступает даже в местах выхода стромы, а распространяется только внутри полости, заполняя ее почти полностью и со временем мумифицируя. Гифы бесцветные, в массе белые, тонкие, 1,8—3,5 мкм толщ., слабо-септированные. При старении в гифах терминально или интеркалярно образуются геммы 20—26 × 10—13,5 мкм, бесцветные, тонкостенные, с гранулированным содержимым, эллиптические или удлинненно-яйцевидные. Строма одиночная, выходит из торкальной части пораженного насекомого, нежная, изогнутая, 5—15 см дл., желтых от-

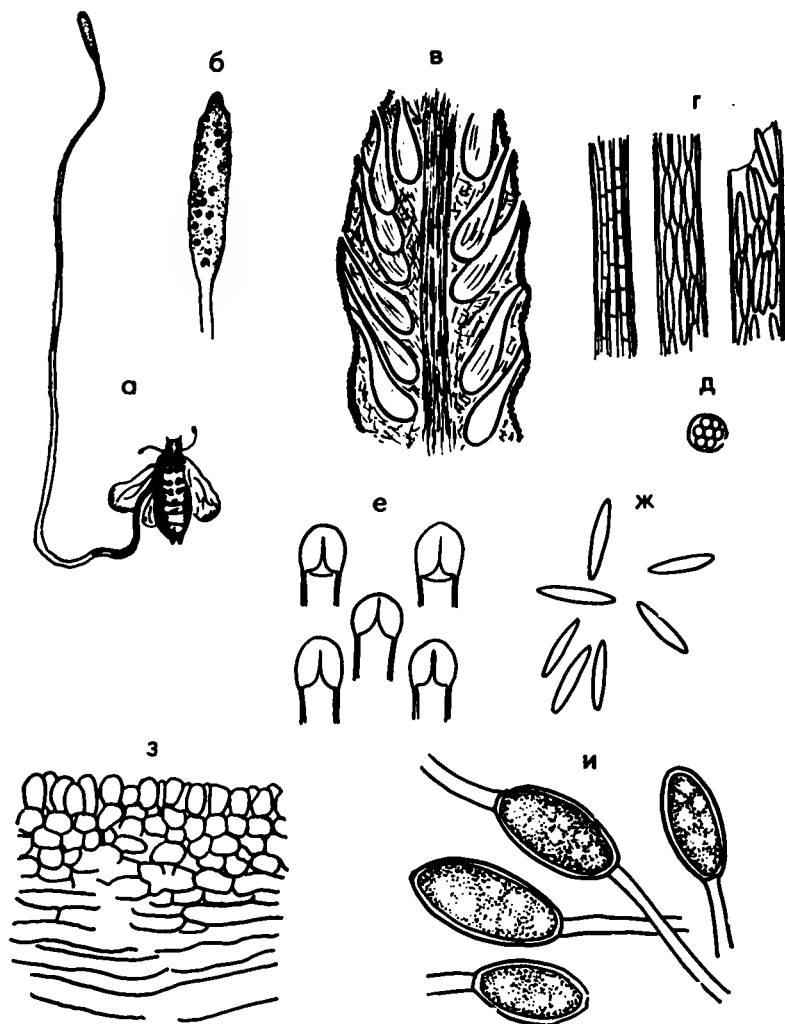


Рис. 90. *Cordyceps triceratrum* (по Kobayasi, 1941):

а — внешний вид стромы ($\times 1$); б — плодущая часть стромы ($\times 4$); в — медиальный срез через плодущую часть стромы ($\times 22$); г — формирование из аскоспор отдельных клеток внутри аски ($\times 1100$); д — поперечный срез через аску с аскоспорами ($\times 1100$); е — головки асков ($\times 1100$); ж — отдельные клетки аскоспор после освобождения из аски ($\times 1100$); з — поверхностный слой плодущей части стромы ($\times 720$); и — отдельные геммы ($\times 720$).

тенков, хорошо разделяется на плодущую часть и ножку. Плодущая часть верхушечная, цилиндрически-перетенопидная, прямая, мясистая, 6—10 мм дл., 1 мм толщ., на вершине слегка заостренная, светло-желтая, но не яркая, налевая, при старении — темно-кремовато-желтая или охристая, с более темными точками от устьиц, выступающих при созревании перитециев. Ножка волокнистая, нитевидная, 0,35—0,5 мм толщ., очень ломкая, гладкая, изогнутая, желто-охри-

стая, охристая или желто-коричневая, сначала одноцветная с плодущей частью, при старении становится более темных оттенков. Центральная часть стромы колонковидная, охристая, состоит из тонкостенных гиф 2,5—3,5 мкм толщ. Последующий слой плодущей части составляют тесно переплетающиеся бесцветные гифы 1,5—4,5 мкм толщ., в этом слое формируются перитеции. Поверхностный слой заканчивается окрашенными в желтый цвет псевдопаренхиматозными клетками до 30 мкм шир., которые располагаются очень плотно и образуют кортекс до 40 мкм выс. В ножке после центрального слоя заметен белый слой гиф, которые отличаются от аналогичного слоя плодущей части: они плотно сплетены пучками, слабосептированные, 3—5,5 мкм толщ. Поверхностный слой ножки состоит из продольно располагающихся желтых гиф, которые хотя и тесно сплетаются, но перидкия не образуют. Перитеции погруженные, удлинненно-ампуловидные, 700—800 × 50—200 мкм, расположены косо, с длинными выводными отверстиями, изогнутыми от основания, с довольно плотными охристыми или коричневыми стенками. Аски цилиндрические, 350 × 7 мкм, с шаровидной или шаровидно-приплюснутой головкой 6—7 мкм в диам., 5—6,3 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, 1,2—1,5 мкм толщ., еще до освобождения распадаются на веретеновидные клетки 9—10 мкм дл., которых в каждой аске насчитывается до 100.

На личинках цикад (*Aphrophora* sp., *Cercopidae*, *Hemiptera*), в лиственных и смешанных лесах на южных склонах сопок, в небольших углублениях, у пней, под слоем перегнивших листьев, с июля по август.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край: Хасанский, Лавиостокский и Шкотовский р-ны).

Общее распространение: Япония, Китай.

Примечание. Вид чрезвычайно интересен. У нас в стране может считаться одним из редких эндемиков, отмечен только в Приморье. Встречается в очень ограниченных экологических условиях, а сравнительно короткое время. Кроме того, на цикадах известно всего несколько видов. Описан в Японии, где отмечено наибольшее число его местонахождений, еще в августе 1915 г. Позже был обнаружен и в Китае. При высыхании напоминает *C. nutans*, что сначала привело к неправильному определению первых образцов этого вида. К тому же, пораженное насекомое было определено как *Tricentrus*, а потом после тщательного анализа переопределено и окончательно установлено, что это *Aphrophora intermedia*. А. Ясуда назвал вид *C. tricentrus*, но позже Ц. Ллойд ошибочно стал употреблять название *C. tricentri*, что привело к неправильному написанию вида даже у таких исследователей, как Й. Кобаяши (*Kobayasi*, 1941), на что указывает и Э. Мейнс (*Mains*, 1959) после кропотливого изучения гербария Ц. Ллойда, где хранятся типовые образцы.

По морфологии стромы, расположению перитециев, форме отдельных клеток аскоспор *C. tricentrus* очень близок к *C. sphaeroscephala* и *C. mutmesophila*, встречающимся соответственно на осях и муравьях (*Mains*, 1958).

C. variegata J. Moureau (рис. 91), *Cordyceps du Congo Belge*, 1949: 30, fig. 12. Коваль, Нов. сист. низш. раст., 1977, 14 : 90, рис. 8.

Мицелий на поверхности заметен только у основания стром, белый или слегка кремоватый. Гифы бесцветные, 4—5 мкм толщ., слабосептированные, у основания стром иногда крючкообразно загнуты на концах. Стромы многочисленные, группами или одиночно раз-

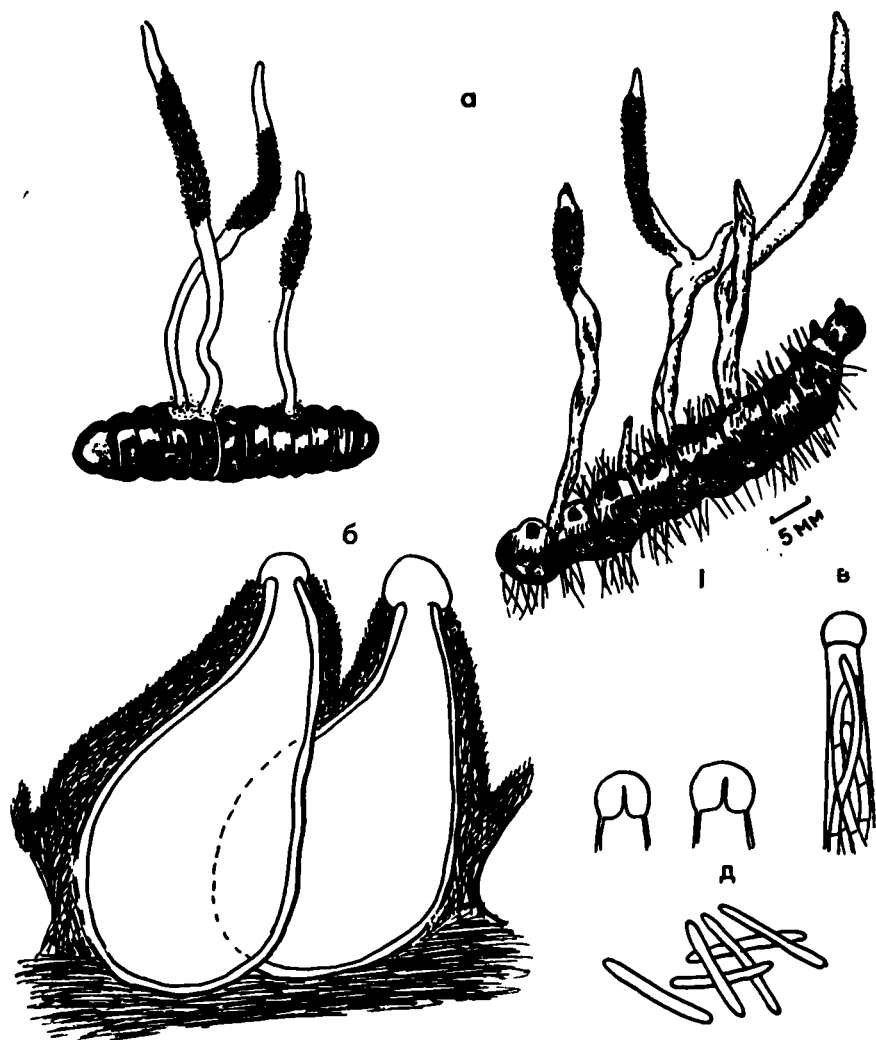


Рис. 91. *Cordyceps variegata*:

а — внешний вид стром: 1 — по Mougeau, 1949, 2 — ориг. ($\times 1$); б — продольный срез через перитецию; в — верхняя часть аска с аскоспорами; г — головки асков, ($\times 1400$); д — отдельные лётки аскоспор (б—д — по Mougeau, 1949).

бросаны по поверхности насекомого, простые или разветвляющиеся у основания, реже срастающиеся по несколько, 1,5—7 см выс. Плодущая часть веретеновидная или удлинненно-булавовидная, с утончающейся верхушкой, прямая или слегка изогнутая, розовато-, светло-, серо-красноватая, часто с оранжево-розоватым оттенком, 1—3 см выс., 2—3 мм шир., со стерильным кончиком до 5 мм, окрашенным обычно в более светлые тона, чем плодущая часть, а иногда и вовсе белым с чуть розоватым оттенком. Ножка сначала одного

цвета с плодущей частью, потом сереет или коричневеет, до 2 мм шир., часто с мучнистым налетом. Перитеции скученные, сначала погруженные, при созревании слегка выступающие, расположены косо, грушевидные, розовато-красноватые, с коричневыми или почти черными устьицами, $350-750 \times 250-450$ мкм. Аски цилиндрические, 8-споровые, $260-550 \times 3-5$ мкм, с шаровидной и слегка приплюснутой головкой до 4 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, $200-500 \times 0,8-2,5$ мкм, распадаются на цилиндрические клетки 2—20 мкм дл. с обоими закругленными концами.

На гусеницах, личинках и куколках чешуекрылых (отр. *Lepidoptera*), в долинных и лиственных лесах, в углублениях ручейков и рек, с июня по сентябрь.

Распространение в СССР: Прибалтика, РСФСР (Ленинградская обл., Центральные черноземные области, Краснодарский край — Красная Поляна, Приморский край — Шкотовский р-н, г. Хуалаза, Хасанский р-н, Хабаровский край — окр. Петропавловска-на-Камчатке), БССР (заповедник «Беловежская пуща»).

Общее распространение: Африка (Конго).

П р и м е ч а н и е. В пределах СССР это один из распространенных видов, хотя пока отмечен только в крайних областях востока и запада страны.

Очень близкими видами можно считать *C. militaris* и *C. martialis*, на что указывает автор вида. Ж. Моро считает, что *C. variegata* отличается от *C. militaris* расположением перитециев, а также размером и формой асков и аскоспор (Mougeau, 1949). При сравнении многочисленных образцов *C. variegata* и *C. martialis* мы пришли к выводу, что их очень легко отличать внешне по следующим признакам: размерам стром — у *C. variegata* они почти вдвое больше; формой — у *C. variegata* стромы веретеновидные или удлинненно-булавовидные, а не коротко-булавовидные, как у *C. martialis*; цветом — *C. variegata* всегда с розовым оттенком, а не с оранжевым; кончик стром у *C. variegata* всегда стерильный, почти белый, чем особенно хорошо отличается от плодущей части стромы; *C. variegata* никогда не образует ризоморф и более мясистый по консистенции; *C. variegata* встречается только на чешуекрылых, в то время как *C. martialis* — на жесткокрылых.

Конечно, нельзя не отметить ареал этого вида, который представляет значительный интерес п., очевидно, будет пересмотрен после тщательной ревизии образцов, именуемых ранее как *C. martialis*. В течение длительного периода, пока не собрали и не проанализировали достаточное количество экземпляров обоих видов, мы также часто ошибочно относили часть из них к *C. martialis* как наиболее известному и давно признанному, поскольку *C. variegata* описан сравнительно недавно — в 1949 г. и другими исследователями пока не отмечался. Поскольку ряд видов, известных из Дальнего Востока и Америки, обнаружены в Африке, очевидно, не стоит придавать особого значения тому, что *C. variegata* кроме Африки обнаружен на Дальнем Востоке и в Европейской части нашей страны.

Секция *Sphaero-ovatae*

C. atropuncta Koval (рис. 92), Бот. мат. отд. спор. раст., 1961, 14 : 158, рис. 1. Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 118, рис. 107.

Мицелий распространен на поверхности только у самого основания выходящих стром, а внутри выполняет полость насекомого, рыхлый, кремовый. Гифы 4—6 мкм в диам. Стромы группами, скученные по две — четыре, 30—35 мм дл., с очень хорошо отделяющейся плодущей частью в виде полушаровидной головки с плоским основа-

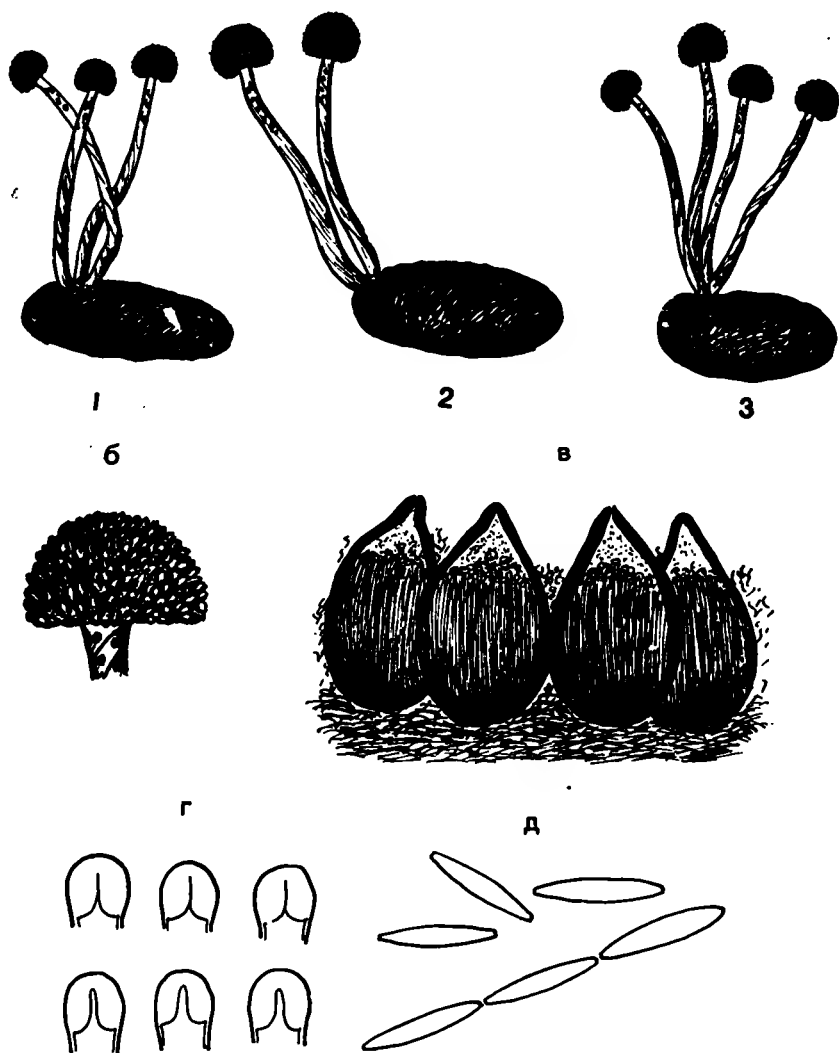


Рис. 92. *Cordyceps atropuncta*:

а — внешний вид стром ($\times 1$); б — плодущая часть стромы ($\times 3$); в — продольный срез через перитеции ($\times 40$); г — головки асков ($\times 1200$); д — отдельные клетки аскоспор ($\times 1400$).

нем, 5—8 мм шир., и 3—4 мм выс., сначала коричневой, потом чернеющей. Ножка желтая, с черными чешуйками в верхней части, ниже голая, бороздчатая, 25—30 мм выс. и 2—2,5 мм толщ., чуть сплюснутая. Перитеции полупогруженные, с конической верхушкой, гродолговатоовальные, 400—600 $\times$ 200—400 мкм, густо расположенные, прямые. Аски 8-споровые, 260—280 $\times$ 28—30 мкм, цилиндрические, с выпуклой головкой, 5—8 мкм выс. Аскоспоры

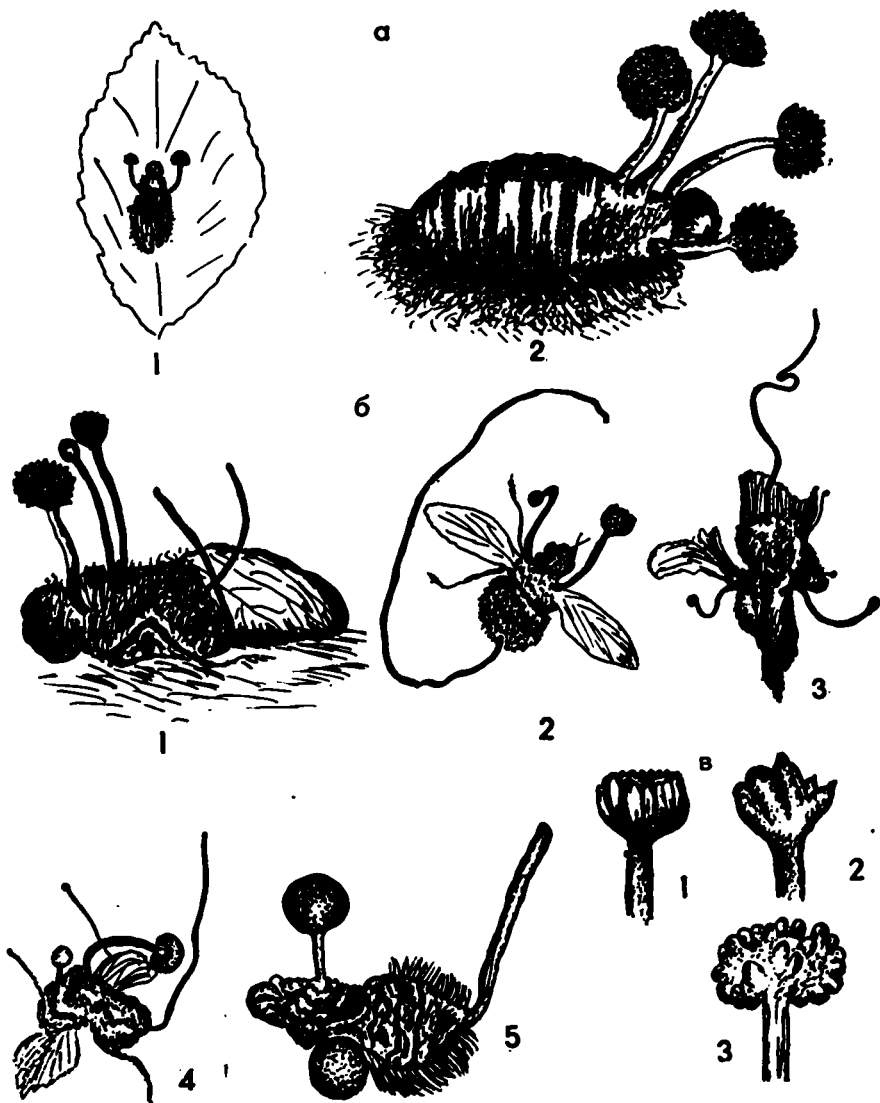
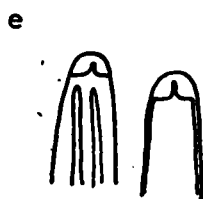
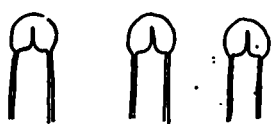
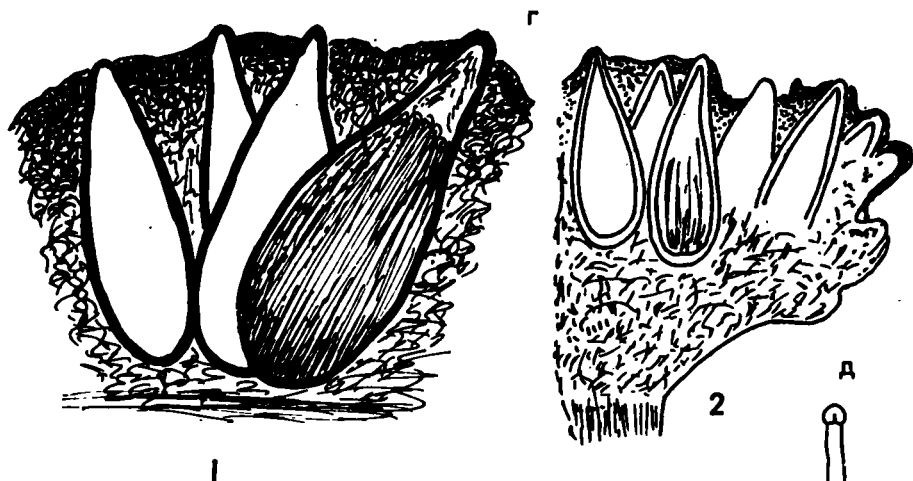


Рис. 93. *Cordyceps dipterigena*:

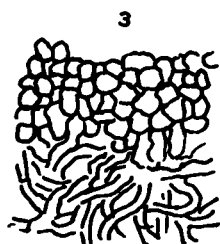
а — внешний вид стром: 1 — ориг. (×1), 2 — по Maina, 1958 (×5); б — внешний вид аско-
вых и конидиальных стром, образующихся совместно на одном и том же насекомом: 1 —
по Maina, 1950 (×5), 2—4 — по Samson, Evans 1975 (×2,5), 5 — по Petch, 1924 (×4); в —
плодущая часть асковых стром: 1 — ориг. (×8), 2 — по Petch, 1924 (×6), 3 — по Kobayasi,
Shimizu, 1978; г — продольный срез через перитеции: 1 — ориг. (×50), 2 — по Kobayasi,
Shimizu, 1978; д — аска (×600); е — головки асков: 1 — ориг. (×1100), 2 — по Kobayasi,
Shimizu, 1978; ж — отдельные клетки аскоспер: 1 — ориг. (×1100), 2 — по Kobayasi,
Shimizu, 1978; з — перидий плодущей части; и — внутренняя ткань плодущей части; к —
внутренняя ткань ножки.



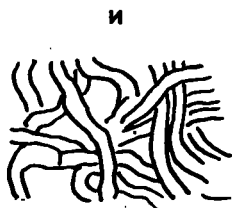
2 5 μm



2



3

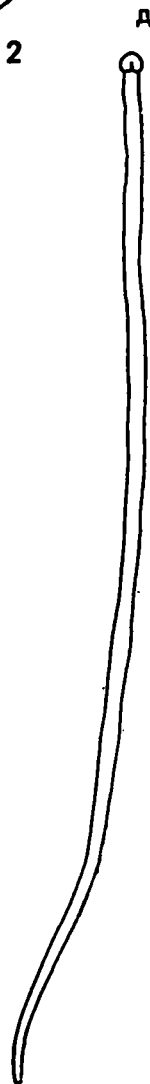


и



к

10 μm



д

распадаются на семь-восемь клеток, суженных к концам, каждая из которых $27-37 \times 4,5-6$ мкм.

На гусеницах, куколках и коконах чешуекрылых (отр. Lepidoptera), в долинных лесах, с июля по сентябрь.

Общее распространение. Известен только в СССР (Приморский край, Хасанский р-н).

Примечание. Этот вид настолько четко обособлен, что указать его близость к какому-либо другому виду невозможно. Встречается в довольно ограниченном районе и лишь на переувлажненных участках.

C. dipterigena Berk. et Br. (рис. 93), Fungi of Ceylon, N 980, in Linn. Soc. Journ. Bot., 1871, 11 : 1111. Saccardo, Michelia, 1879, 1 : 321; Syll. Fung., 1883, 2 : 577; 1891, 9 : 999; Cooke. Veg. Wasps, 1892 : 226; Massee, Ann. Bot., 1885, 9 : 20, pl. 2, fig. 29—32; Lloyd. Myc. Writ.; 1921, 6 : 1060, pl. 183, fig. 1990, 1991; 1924, 7 : 1308, pl. 302, fig. 2945; 1925, 8 : 1351, pl. 330, fig. 3141. Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1924, 10 : 32, pl. 1, fig. 4—6; 1932, 16 : 211. Mains, Journ. Elisha Mitchell. Sc. Soc., 1939, 55 : 127, pl. 21, fig. A, B; Mycologia, 1958, 50, 2 : 201, fig. 31. Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 151; Bull. Natn. Sci. Mus., 1978, 4, 2, 48, fig. 6; Journ. Jap. Bot., 1980, 55, 6 : 186, fig. 6, 7; Коваль, Определ. антомоф. грибов СССР, 1974 : 112, рис. 96.

Syn.: *Torrubia coccigena* Tul., Sel. Fung. Carp., 1865, 3 : 19, pl. 1, fig. 10 (nom. confusa); *Cordyceps coccigena* (Ful.) Sacc., Michelia, 1879, 1 : 320; Saccardo, Syll. Fung., 1883, 2 : 576; Lloyd, Myc. Writ., 1916, 5 : 593; Petch, Trans. Br. mycol. Soc. 1921, 7 : 28; *C. muscicola* Möller, Phyco. u. Asco., 1901: 221, pl. 6, fig. 88; Lloyd, Myc. Writ. 1921, 6 : 1060; *C. surinamensis* Henn., Hedwigia, 1902, 16 : 169; Saccardo, Syl. Fung., 1905, 17 : 827; Nerthus. 1904, pl. 1, fig. 7; Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1933, 18 : 65; *C. ouwensii* V. Hoehnel, Stzb. E. Akad. d. Wiss. Wien, 1909, 63, abt. 1 : 309; Lloyd, Myc. Writ., 1925, 7 : 1351, pl. 331, fig. 3142; Overeem, Trop. Natuur, 1925, 14 : 174; fig. 5—11; *C. twaitsii* Lloyd., Myc. Writ., 1921, 6 : 1060, pl. 183, fig. 1992; 1922, 7 : 1131; 1925, 10; 1351, pl. 331, fig. 3143; *C. opposita* H. Sydow, Engl. Bot. Jahrb., 1922, 17 : 325, F. G.

Мицелий коричневый или темно-коричневый, войлочный, выступает на поверхность пораженного насекомого в местах выхода стром и распространяется участками, иногда покрывая все насекомое. В местах соприкосновения насекомого с растительным субстратом, на котором обычно оно располагается, мицелий образует небольшие уплотнения типа тяжей для более прочного прикрепления. Внутри насекомого мицелий белый, но так же, как и поверхностный, состоит из сильно ветвящихся густосептированных гиф, 5—7 мкм шир.

Стромы группами по две — шесть (обычно по две), реже одиночные, 2,5—8 мм выс., хорошо разделяются на плодущую часть в виде головки и ножку. Плодущая часть полушаровидная или сплюсненно-паровидная, 1—2 мм выс., 0,5—1 мм шир., оранжево-коричневатая, бледно-охристая с оранжевым или рыжим оттенком, при старении светло-коричневая или коричневая, становящаяся шершавой от выступающих устьиц созревающих перитециев. Ножка цилиндрическая,

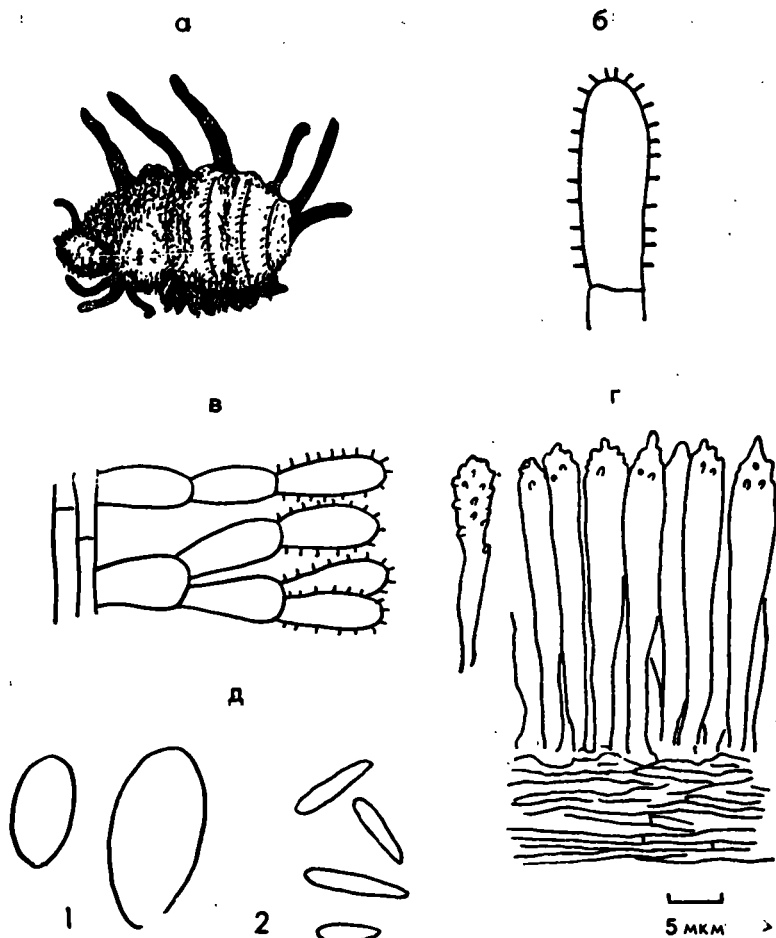


Рис. 94. *Hymenostilbe dipterigena*:

а — внешний вид конидиальных спорангиев ($\times 5$); б — фиакиды, образующиеся из отдельных клеток гиф ($\times 1000$); в — фиакиды, образующиеся пучками на боковых ответвлениях ($\times 2000$) (а—в — по Mains, 1950); г — слой фиакид, по Kobayasi, Shimizu, 1978; д — конидии: 1 — по Mains, 1950 ($\times 3000$), 2 — по Kobayasi, Shimizu, 1978.

0,2—0,5 мм шир., иногда не совсем одного цвета с плодущей частью, а светлее — желтая или светло-желтая, состоит из плотно переплетающихся продольно расположенных гиф. Перитеции удлинено-яйцевидные или конические, $700\text{--}900 \times 240\text{--}400$ мкм, прямые, с коричневыми стенками $15\text{--}25$ мкм толщ., располагаются только по верхней части плодущей головки, глубоко погруженные в ткань, состоящую из совсем свободных переплетающихся бесцветных гиф и ограничиваются по окружности стромой кортексом $25\text{--}75$ мкм выс., состоящим из коричневой псевдопаренхимы и внешнего слоя из бесцветных или коричневатых удлиненных клеток. Аски цилиндрические, $480\text{--}600 \times 4\text{--}6$ мкм, с шаровидной головкой до 4 мкм выс.

Аскоспоры питевидные, с многочисленными перегородками, распадаются на отдельные веретеновидные клетки $6-12 \times 1-1,5$ мкм.

Анаморфа — *Hymenostilbe dipterigena*.

Hymenostilbe dipterigena Petch (рис. 94), Petch, Trans. Br. mycol. Soc., 1932, 16 : 212. Kobayasi, Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 151. Mains, Mycologia, 1950, 42, 4 : 581; Mycologia, 1958, 50, 2 : 201; Samson, Evans, Proceedings Koninkl. Nederl. Ak. v. Wetenschappen, 1975, 78, 1 : 73, fig. 1A.

Пораженное насекомое прикрепляется к субстрату тяжами темно-коричневого мицелия, который иногда покрывает все насекомое полностью. Коремии образуются на задней части брюшка или между сегментами тела, почти цилиндрические, несколько заостренные сверху, $4-12$ мм выс., $0,2-0,5$ мм толщ., состоят из продольных, не сильно переплетающихся между собой, но уплотненных гиф. На продольном сечении легко различается внутренний бесцветный слой, и внешний — коричневый. Фиакиды цилиндрические или булавовидные, $14-28 \times 3-4$ мкм, образуются как верхушечные клетки коротких боковых разветвлений продольных гиф верхнего слоя коремии, на верхине несут скупенные короткоцилиндрические или слегка головчатые образования с неясными стеригмами. Конидии почти яйцевидные, $4-9 \times 2-4$ мкм, бесцветные, одиночные.

На различных мухах (*Tachina* sp., Diptera), в долинных лесах, с июля по сентябрь.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Япония, Северная, Центральная и Южная Америка, Африка.

П р и м е ч а н и е. Очень хорошо отличающийся вид, довольно часто встречающийся, с интересным ареалом. У нас в стране обнаружена пока только телеоморфа, хотя в Америке и Африке он обычно распространен совместно с анаморфой. Относительно синонимии этого вида имеются некоторые разногласия: Я. Кобаяши (Kobayasi, 1941) считает его синонимами все те виды, которые приводим и мы. Однако Э. Мейнс (Mains, 1958) не соглашается с этим и относит к синонимам только три вида: *C. muscicola* Moeller, *C. ouwensii* Hoehnel и *C. opposita* Syd., ссылаясь на то, что *C. thwaitesii* Lloyd был обнаружен им в гербарии в незрелом состоянии и больше был сходен с *C. muscae* Henn. Что же касается *C. coccigena*, то, по мнению Э. Мейнса, в случае признания его идентичности с *C. dipterigena* надо было бы, наоборот, последний отнести к его синонимам, поскольку *Tortrubia coccigena* была описана в 1865 г., а *C. dipterigena* — только пять лет спустя. Но Э. Мейнс не учитывает, что *Tortrubia coccigena* вошла в литературу с примечанием «non. confusa», так как Тюлан описал ее на насекомом из рода Соссиус; более поздние исследователи опровергали правильность такого определения насекомого, ссылаясь на рисунок самого автора, где, скорее, изображена муха. Еще позже Ллойд пытался посмотреть гербарий Тюлана и не обнаружил этого вида (Lloyd, 1916), поэтому вопрос так и остался невыясненным. *C. coccigena* (Tul.) Sacc. упоминается в 1879 г., в то время как *C. dipterigena* был описан еще в 1871. Нам кажется поэтому более правильным оставить приоритет за *C. dipterigena*.

Необходимо отметить, что у Э. Мейнса (Mains, 1958, с. 201) приведен еще один синоним — *C. oumensii* Hoehnel, но, судя по библиографии, это искаженное название *C. ouwensii*. Т. Петч отмечает, что этот вид часто поражается гниепаразитами *Byssostilbe tomentosa* Petch и *Sporotrichum album* Petch (Petch, 1932).

Чрезвычайно интересным является обнаружение этого вида в Африке (Samson, Evans, 1975). Он был найден на мертвых мухах, прикрепляющихся к нижней

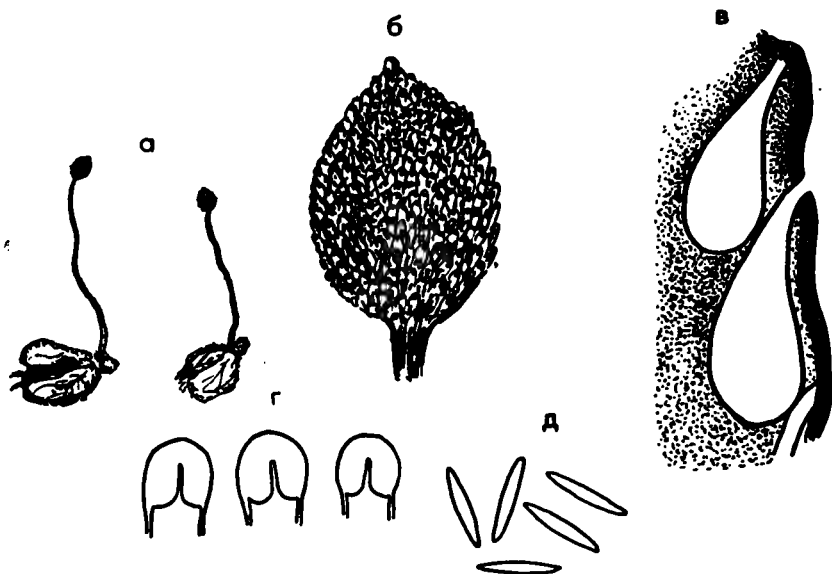


Рис. 95. *Cordyceps evdorgeorgiae*:

а — внешний вид стром ($\times 1$); б — плодущая часть стромы ($\times 10$); в — продольный срез через перитеции ($\times 80$); г — головки асков ($\times 1400$); д — отдельные клетки аско-спор ($\times 1400$).

стороне листьев какао, и различных представителях семейства Rubiaceae. Отмечены телеоморфа и анаморфа, но для последней авторы приводят небольшие отклонения в размерах конидий, которые у африканских образцов несколько больше — $9,5-13 \times 2,5-3,7$ мкм, хотя все остальные признаки совпадают с диагнозом.

C. evdorgeorgiae Koval (рис. 95), Бот. мат. отд. спор. раст., 1961, 14 : 160, рис. 2. Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 117, рис. 105.

Мицелий сероватый, незаметный, нежный, покрывает лишь отдельные участки под крыльями насекомого. Гифы тонкостенные, $3-4$ мкм шир., густосептированные. Строма одиночная, выходит из брюшной части тела насекомого, очень тонкая, нежная, до 3 см дл. Плодущая часть верхушечная, в виде головки яйцевидной формы, светло-рыжвая, с более темными редкими чешуйками, с чуть заостренной верхушкой, 3 мм выс. и 2 мм шир. Ножка изогнутая, гладкая, 10 мм дл. и $0,5-0,7$ мм толщ., в верхней части светло-рыжая, ниже грязно-охристая, с сероватым оттенком. Перитеции бутылчатые, погруженные, выступающие лишь отверстиями, расположенные косо, не очень скученные, овальные, $400-500 \times 300$ мкм. Аски $348-360 \times 8,7$ мкм, $2-4$ -споровые, с шаровидными сплюснутыми головками $8,7 \times 8$ мкм. Аскоспоры распадаются на веретеновидные клетки $8,7-10 \times 2-3$ мкм, в массе флуоресцирующие.

На цикадах (р. Cicadina, отр. Hemiptera), в долинных лесах, в августе.

Известен только в СССР (Приморский край, Хасанский р-н).

Примечание. Вид близок к *C. cicadicola* Teng и *C. sobolifera* (Hill). Berk et Broome, распространенным в Китае на цикадах из рода Cicada, но

хорошо отличается цветом, формой и строением стром, а также размерами перитециев, асков и отдельных клеток аскоспор. Гриб назван в честь его первого сборщика Е. Г. Воробьевой.

C. formicarum Y. Kobayasi (рис. 96), Bull. Biogeogr. Soc. Jap., 1939, 9 : 286, text-fig. 7, pl. 12. Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig. 1941 : 192, fig. p. 193; Коваль, Опред. зитомоф. грибов СССР, 1974 : 118, рис. 106.

На поверхности пораженного насекомого мицелий или совсем отсутствует, или распространяется маленькими участками в местах выхода стром, белый, паутинистый. В полости гифы очень тесно переплетаются, образуя со временем склеротий. Гифы тонкостенные, 2—5 мкм толщ., бесцветные, в массе — молочно-белые, с геммами. Геммы акрогенные, эллиптические или булабовидные, с толстыми оболочками, 12—33 × 6—10 мкм, бесцветные. Стромы 3,5—7,5 см выс., выходят из торакального отдела, мясистые, реже одиночные, обычно их три-четыре, оранжевато-коричневатые, при старении серовато-желтые или коричневые, изогнутые. Плодущая часть верхушечная, шишковидная или яйцевидная, иногда сплюсненно-головчатая, к вершине немного сужающаяся, на вершине заостренная или притупленная, 1,5—3,5 мм выс., 1—2,5 мм толщ., оранжевато-коричневая, при старении серовато-желтая или коричневая, сначала гладкая, ровная, при созревании перитециев становится бугорчатый, а поскольку бугорки располагаются косо, то вся поверхность напоминает шишку. Ножка очень нежная, нитевидная, до 1 мм толщ., иногда у основания более толстая, до 2 мм, гладкая, изогнутая. Центральная часть стромы состоит из неправильно разветвляющихся желтых гиф 1,7—3,5 мкм, тонкостенных, плотно сплетенных. Последующий слой плодущей части состоит из рыхло переплетающихся таких же гиф, а поверхностный слой — из псевдопаренхиматической ткани, клетки которой желтые, эллиптические или яйцевидные, 9—11 × 5—7 мкм, густо скученные, но неправильно располагающиеся, кроме одного, самого верхнего ряда более ярких, желтых пузыревидных клеток, 10—18 мкм выс., образующих слабо выраженный кортекс. На ножке за центральным слоем следует слой продольных белых гиф 2,8—5 мкм толщ., с толстыми оболочками, располагающимися почти параллельно, а самый верхний слой состоит из охристых толстостенных гиф 5—9 мкм толщ. Перитеции глубокопогруженные, выступают при созревании только устьицами, косо расположенные, с изогнутыми шейками, 830—850 × 370—400 мкм, со стенками до 17 мкм толщ., состоящими из 12 слоев клеток. Аски 700 × 4,2—5,5 мкм, к основанию сужающиеся, на вершине расширяются в полушаровидную головку 4,2—4,5 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, 1—1,3 мкм толщ., до 550 мкм дл., при созревании распадаются на отдельные веретеновидные, сужающиеся на обоих концах клетки, 9,8—10,5 мкм дл.

На муравьях (*Camponotus* sp., отр. Hemiptera), в смешанных лесах на южных склонах сопок, в слое подстилки, в июне.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край, Хасанский р-н).

Общее распространение: Япония.

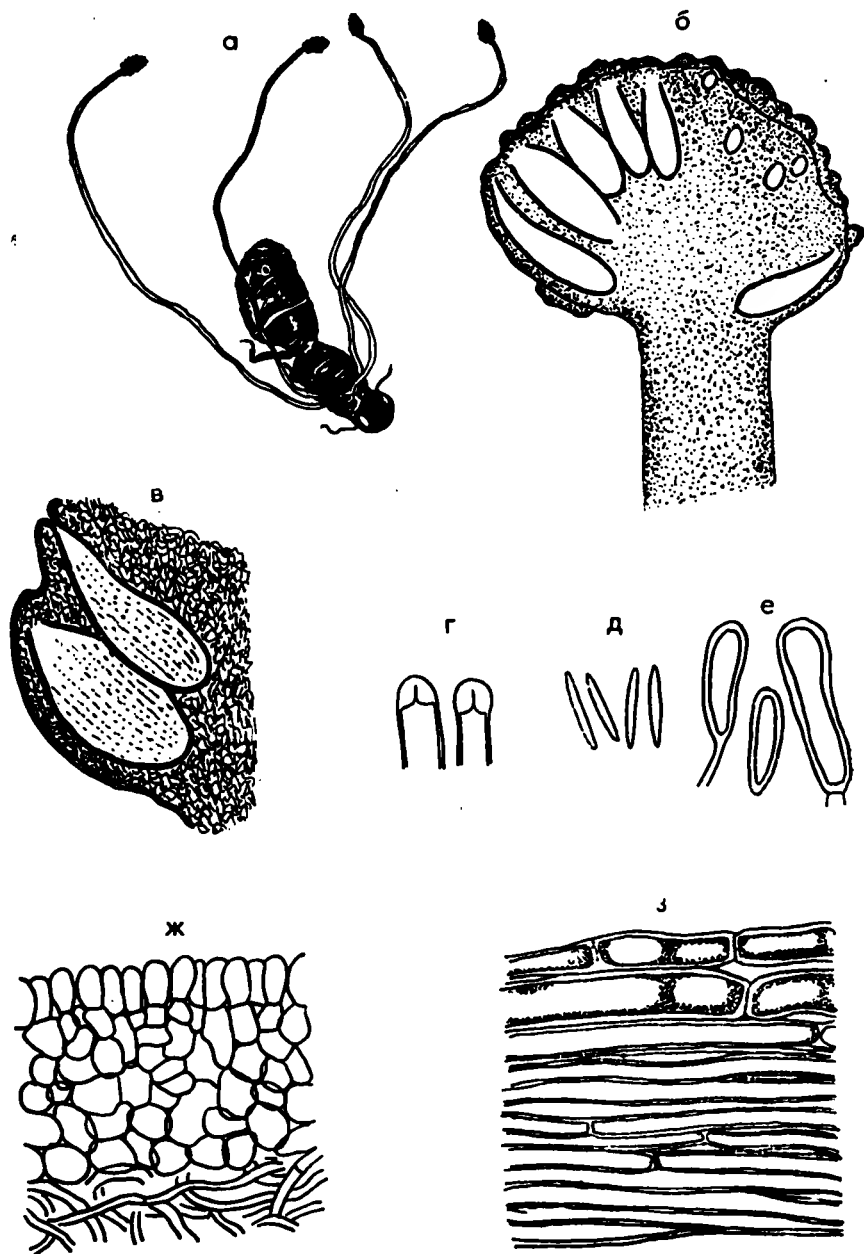


Рис. 96. *Cordyceps formicarum* (по Kobayasi, 1941):

а — внешний вид ($\times 2$); б — продольный срез через плодущую часть стромы ($\times 25$); в — срез через перитеции ($\times 40$); г — головки асков ($\times 1100$); д — отдельные клетки аскоспор ($\times 1100$); е — геммы ($\times 720$); ж — верхний слой плодущей части ($\times 720$); з — верхний слой ножки ($\times 720$).

Примечание. Вид довольно редкий. Впервые был собран в июне 1933 г. С. Иида, но описан позже, в 1939 г., после нахождения еще нескольких образцов. После этого сведений о нем в литературе нет. Нами собран два раза в одном и том же районе в 1957 г. У нас в стране на муравьях еще известны *C. unilateralis* и *C. myrmecophila*.

Й. Кобаяши считает наиболее близким видом *C. myrmecophila*, от которого *C. formicarum* отличается формой плодущей части, размерами ножки, а также размерами асков: у *C. formicarum* они до 700 мкм дл., у *C. myrmecophila* — до 300 мкм. Но нам кажется, что приводимые Й. Кобаяши критерии не совсем удачны, поскольку в данном случае форма и размеры стром могут измениться под влиянием экологических условий. Вместе с тем имеются более постоянные признаки, например форма отдельных клеток аскоспор, которые у *C. myrmecophila* цилиндрические, а у *C. formicarum* веретеновидные.

Ключ для определения видов подрода Neocordyceps (Y. Kobayasi) Koval

1. Стромы цилиндрические или удлиненно-булавовидные, 50—70 мм выс., белые, желтоватые, палевые или кремовые с розовым или карминовым оттенком *C. larvicola* (с. 266)
- Стромы булавовидные или почти шаровидные, бистровые, гладкие, блестящие, 20—30 мм выс. *C. ussuriensis* (с. 268)

C. larvicola Quel. (рис. 97). Bull. Soc. Bot. France, 1978, 25 : 292, pl. 3, fig. 1. Kobayasi, Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig., 1941 : 157; Mougeau, Cordyceps du Congo Belge, 1949 : 54, fig. 24; Коваль, Определ. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 113.

Syn.: *C. helopsis* Quél., Bull. Soc. Fr., 1879, 26 : 236; Assoc. Franc. Avanc. Sc. 26 Session, 1898, 2 : 452, pl. 6, fig. 18. Saccardo, Syll. Fung., 1883, 2 : 570; Cooke Veg. Wasps, 1892 : 117, fig. 25; Migula, Krypt., Fl., 1913, Pilze, 3, 2 : 766; *C. callidii* Quél., Assoc. Franc. Sc. 26 Session, 1898, 2 : 452, pl. 4, fig. 17; Saccardo, Syll. Fung., 1899, 14 : 661; *C. larvata* Mont., Syll. Gen. Spec. Crypt., 1856 : 200.

Мицелий белый, почти войлочный, распространяется на поверхности личинок или куколок небольшими участками, локализуясь в местах выхода стром. Гифы тонкостенные, малосептированные, 5 мкм толщ. Внутри пораженных личинок или куколок к моменту образования стром вся полость заполняется мицелием и вскоре муцифицируется.

Строма одиночная, 5—7 см выс., выходит из передних сегментов куколки, цилиндрическая или удлиненно-булавовидная, хорошо разделяется на плодущую часть и ножку. Плодущая часть цилиндрическая или удлиненно-цилиндрическая, 8—10 мм выс., 1,5—2,5 мм толщ., с закругленной верхушкой, иногда с продольным желобком У-образной формы, гладкая, с коричневыми точками отверстий созревающих перитециев, окраска варьирует от белой до желтоватой, палевой или кремоватой с розовым или карминовым оттенком, что зависит от степени созревания перитециев. Ножка прямая или слегка изогнутая, цилиндрическая, 1—1,5 мм толщ., гладкая, при высыхании становится продольно-морщинистой, одноцветная с плодущей частью или немного светлее до образования перитециев, а при старе-

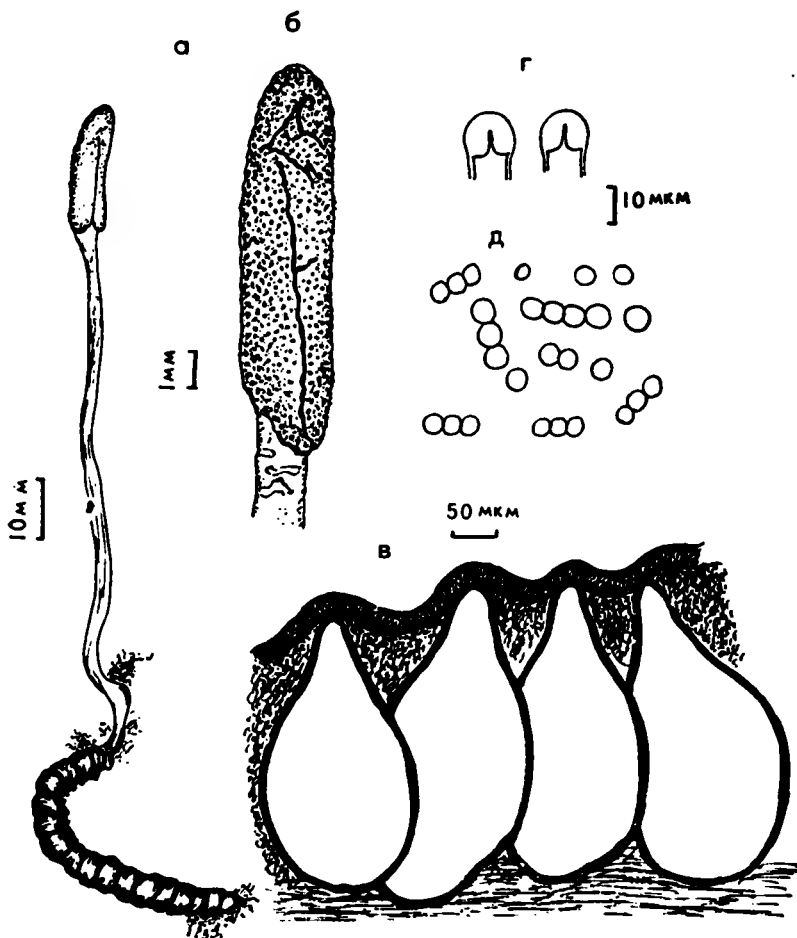


Рис. 97. *Cordyceps larvicola*:

а — внешний вид стромы, по Mougeau, 1949; б — плодущая часть стромы; в — срез через перитеции; г — головка аско; д — отдельные клетки аскоспор.

нии становится охристой. Центральная часть стромы выражена не очень четко, но поверхностный слой гиф образует кортекс до 50 мкм выс., перитеции погружены в слой гиф, располагающихся свободно у их вершины, а у основания — продольно, параллельными рядами. Гифы 4,5—6 мкм, бесцветные, клетки до 12 мкм дл. Перитеции густо расположенные, прямые, яйцевидные, или грушевидные, с четко выраженными стенками, $350-450 \times 200-275$ мкм, сначала бесцветные и глубокопогруженные, при созревании приобретают окраску коричневых тонов и выступают устьицами. Аски цилиндрические, $300-360 \times 6,5-70$ мкм, у вершины с типичной головкой до 6 мкм выс., у основания вытянуты в длинную ножку, 8-споровые. Аско-споры нитевидные, бесцветные, почти такой же длины, как аски, $250-320 \times 1,6-2,5$ мкм, густосцентрированные, с длиной клеток 6—

7,5 мкм, при созревании распадаются на отдельные шаровидные клетки 2,5—3 мкм диам., часто соединенные по две-три вместе.

На куколках и личинках различных жесткокрылых (Coleoptera), в горных лесах, по долинам рек, с июля по сентябрь. Пораженные куколки и личинки обычно погружены в верхние слои почвы и прикрыты перегнившими листьями.

Распространение в СССР: РСФСР (Краснодарский край, Красная поляна, на высоте около 1500 м н. у. м., Московская обл.).

Общее распространение: Европа (Франция), Африка (Конго).

П р и м е ч а н и е. Этот вид можно считать первым из рода *Cordyceps*, отмеченным для нашей страны, он указан П. Саккардо еще в 1883 г., когда упоминание в литературе о других видах относится к середине следующего столетия. К сожалению, не удалось установить фамилию исследователя, собравшего *C. larvicola* в России, и место сбора.

В настоящее время для этого вида установлен интересный ареал: он обнаружен не только в Европе, но и в Африке и неизвестен ни на Дальнем Востоке, ни в Америке, где распространено большинство кордицепсов.

Относительно синонимов нет единого мнения. Й. Кобаяси (Kobayasi, 1941) относит к этому виду *C. callidii* Quél., хотя тут же замечает, что у последнего имеется желто-коричневый слой мицелия у основания стромы, а плодущая часть стромы приобретает фиолетовые или лиловые оттенки. Однако далее следует настоятельное указание на несущественность этих отличий при выделении вида. Ж. Моро (Mougeau, 1949) считает, что *C. larvicola* близок к *C. hormospora* Moeller, хотя Т. Петч (Petch, 1932) рассматривает его как синоним *C. palustris* Berk. et Br. Здесь необходимо подчеркнуть, что и Ж. Моро, и Т. Петч не принимают во внимание такой важный признак, как шаровидные клетки аскоспор, чем *C. larvicola* прекрасно отличается.

Интересно, что Келе (Quélet, 1878) описал этот вид как *C. larvicola* в 1878 г. без указания рода куколки жука, а год спустя обнаружил его на куколке жука *Helops saraboides* Panz. и дал ему новое название — *C. helopis*. В 1897 г. Келе обнаружил свою ошибку и оставил приоритет за *C. larvicola*. Однако опять через год почему-то описывает этот же вид на куколке жука *Callidium* sp. и называет его *C. callidii*, а позже последний относит уже к синонимам.

Название *C. larvicola* очень близко к *C. larvatum*, но эти виды прекрасно отличаются комплексом существенных признаков.

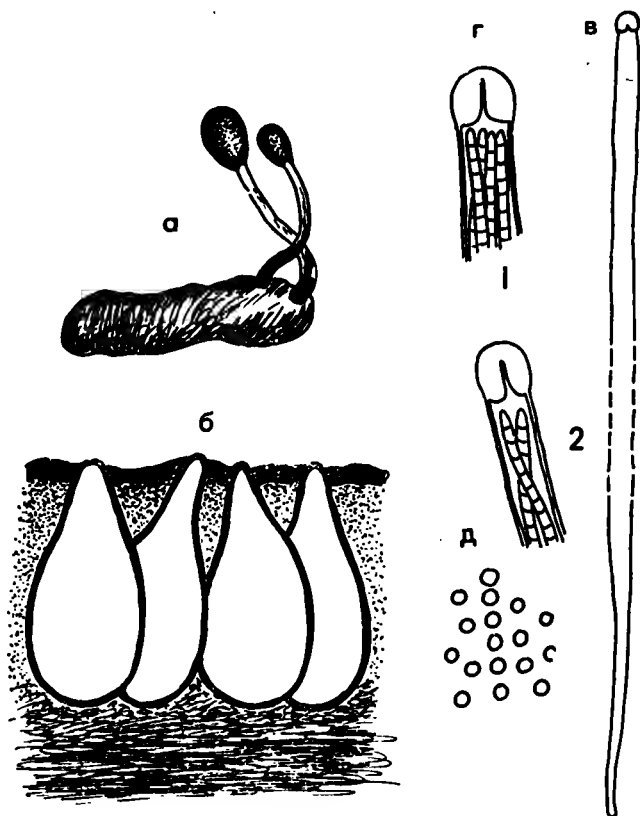
C. ussuriensis Koval (рис. 98), Бот. мат. отд. спор. раст., 1961 : 162, рис. 2. Коваль, Опред. энтомоф. грибов СССР, 1974 : 107, рис. 86; Kobayasi, Bull. Nat. Sc. Mus., 1981, 7, 1 : 2.

Syn.: *Sphaerocordyceps ussuriensis* (Koval) Y. Kobayasi, Bull. Nat. Sc. Mus., 1981, 7, 1 : 2.

Налет почти незаметный, паутинистый, выходит на поверхность плотными скоплениями лишь при разрыве сегментов гусеницы. Гифы тонкостенные, бесцветные, 3—4 мкм. Строма одиночная или раздвоенная у основания, 23—27 мм дл., выходит из передней части мумифицированной гусеницы. Плодущая часть верхушечная, булабовидная или почти шаровидная, иногда сплюснуто-шаровидная, хорошо отличается от ножки, 3—4 мм дл. и 2—3 мм шир., бистровая, гладкая, блестящая. Ножка 20—23 × 1—1,5 мм, желто-бурая, изогнутая, на поперечном сечении округлая, морщинистая. Перитеции глубоко-погруженные, скученные, прямые, овальные или бутыльчатые, 600—800 × 200—270 мкм. Аски цилиндрические, прямые или изогнутые, 2- или 4-споровые, у основания суженные, 230—300 × 5,8 мкм. Го-

Рис. 98. *Co. dyceps ussuriensis*:

а — внешний вид стромы ($\times 1$); б — продольный срез через перитецию ($\times 80$); в — аска ($\times 600$); г — верхняя часть аска ($\times 1400$); 1 — четырехспоровой, 2 — двухспоровой; д — отдельные клетки аскоспор ($\times 1400$).



ловки асок шаровидные, слегка сплюснутые, 4—5 мкм выс. и 5—6 мкм шир. Аскоспоры нитевидные, $200-230 \times 3-4$ мкм, распадаются на шаровидные клетки, 3—4 мкм в диам., бесцветные, в массе слегка флуоресцирующие.

На гусеницах чешуекрылых (Lepidoptera), в корнях папоротника страусопера (*Struthiopteris* sp.), в дубняке на высоте 800 м н. у. м., с июня по сентябрь.

Распространение в СССР: РСФСР (Приморский край).

Общее распространение: Япония.

П р и м е ч а н и е. Наиболее близкие виды *C. larvicola* Quél. и *C. palustris* Berk., от которых хорошо отличается формой и цветом плодущей части стромы, размерами отдельных клеток аскоспор и насекомым-хозяином.

В культуре на рисе выделялся, образовывал обильный белоснежный мицелий, но не спороносил.

Недавно обнаружен в Японии. Й. Кобаяши (Kobayasi, 1981) считает возможным на основании этого вида и *C. palustris* Berk. выделить новый род — *Sphaerosordyceps* —, который отличается от остальных кордицепсов формой клеток аскоспор. Однако нам кажется, что этот признак может быть критерием только ранга подрода, так как в остальном никаких отличий от диагноза рода нет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов И. Н.* Болезни сельскохозяйственных растений на Дальнем Востоке.— Владивосток : Дальгиз, 1938.— 232 с.
- Азбукина З. М.* Ржавчинные грибы Дальнего Востока.— М. : Наука, 1974.— 528 с.
- Алексеев Ю. Г.* Жизненная форма как система адаптаций.— Успехи сов. биологии, 1980, 90, вып. 3, с. 462—477.
- Беклемишев В. И.* Популяционная биология как одна из теоретических основ борьбы с комарами.— В кн.: Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М. : Наука, 1970, с. 202—214.
- Белогуров О. И.* К методологии систематики.— Журн. общ. биологии, 1981, 62, № 3, с. 335—343.
- Билай В. И.* Основы общей микологии.— Киев : Вища школа, 1980.— 360 с.
- Билай В. И., Подопличко П. М.* Токсикообразующие микроскопические грибы и вызываемые ими заболевания человека и животных.— Киев : Наук. думка, 1970.— 289 с.
- Бондарцев А. С.* Шкала цветов.— М.: Л. : Изд-во АН СССР, 1954.— 20 с.
- Васильева Л. И., Коваль Э. З.* Виды Cordycerps из Приморского края.— Ботанич. материалы отдела споровых растений, 1961, 14, с. 164—169.
- Вейдлер Я.* Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми.— М. : Колос, 1972.— 640 с.
- Гаприндашвили Н. К., Шарлишвили С. Я., Мосулишвили Н. М.* Биологический метод борьбы с цитрусовой белокрылкой при помощи гриба *Ascbergsonia aleurodis* Web.— Агробиология, 1935, № 2, с. 255—261.
- Гарибова Л. В.* Обзор современной системы грибов : Происхождение и место грибов в органическом мире.— Микология и фитопатология, 1975, 9, вып. 2, с. 164—170.
- Герасимов И. П.* Методологические проблемы экологизации современной науки.— В кн.: Общество и природная среда. М. : Знание, 1980.— 240 с.
- Гилларов М. С.* Обратные связи и направление эволюционного процесса.— Вестн. АН СССР, 1976, № 8, с. 68—70.
- Гилларов М. С.* Экологически автотрофные животные и их особенности.— Успехи совр. биологии, 1983, 96, вып. 1 (4), с. 3—12.
- Головкин П. Н.* Классификация и идентификация зитомопатогенных грибов.— В кн.: Инфекционные и протозойные болезни насекомых : Тез. докл. объедин. Пленума секций шелководства, пчеловодства, защиты растений и ветеринарии ВАСХНИЛ (Ленинград, 1954 г.). Л., 1954, с. 9—13.
- Горленко М. В.* Некоторые вопросы географии и биологии грибов.— Бюл. Моск. о-ва испытат. природы, отд. биол., 1975, 80, № 2, с. 30—35.
- Грант В.* Эволюция организмов.— М. : Мир, 1980.— 407 с.
- Даблявичус З. В.* Новые питающие растения гриба *Claviceps purpurea* для Литовской ССР.— В кн.: Экология и биология низш. растений, 9 симп. микологов и лихенологов Прибалт. сов. респ. и БССР (Минск, 17—19 ноября 1982 г.). Минск, 1982, с. 49—50.
- Данилов А. Н.* К вопросу о роли пигментов в приспособлении растений к свету и теплу.— Сов. ботаника, 1934, № 2, с. 3—12

- Джеффри Ч. Биологическая номенклатура.— М.: Мир, 1980.— 120 с.
- Долидзе М. Д., Тимофеева Т. В. Применение грибов ашерсонии в борьбе с цитрусовой белокрылкой.— В кн.: Биол. метод борьбы с насекомыми, 1967, вып. 19, с. 131—146.
- Дольник В. Р. Энергетический метаболизм и размеры животных: физические основы соотношения между ними.— Журн. общ. биологии, 1978, 39, № 6, с. 805—807.
- Дорофеев В. Ф. Учение Н. И. Вавилова о виде как системе и его дальнейшее развитие.— С.-х. биология, 1980, 15, № 3, с. 323—334.
- Дудка И. А. Место и роль грибов в биогеоценозах.— В кн.: VII съезд Укр. ботан. о-на (Ялта, май, 1982 г.). Киев: Наук. думка, 1982, с. 351.
- Евдокимова А. А. Энтомопатогенные грибы.— Л.: Наука, 1974.— 258 с.
- Жизнь растений. Т. 2. Грибы / Под ред. М. В. Горленко.— М.: Просвещение, 1976.— 479 с.
- Завадский К. М. Вид в видообразование.— Л.: Наука, 1968.— 404 с.
- Завадский К. М. К исследованию движущих сил арогенеза.— Журнал общей биологии, 1971, 32, № 5, с. 515—517.
- Зеров Д. К. Очерк филогении бессосудистых растений.— Киев: Наук. думка, 1972.— 240 с.
- Зотин А. И., Кришалуцкий Д. А. Скорость и направление эволюционного прогресса организмов.— Журн. общ. биологии, 1982, 43, № 1, с. 3—14.
- Ибрагимов Г. Р. Паразитизм *Cordyceps clavulata* в отношении *Eulecanium corni* (Bouche).— Микробиология, 1954, 23, № 6, с. 702—705.
- Ибрагимов Ф. И., Ибрагимова В. С. Основные лекарственные средства китайской медицины.— М.: Медицина, 1960.— 412 с.
- Каламэс К. О некоторых принципах микгеографического анализа.— В кн.: Современные успехи микологии и лихенологии в Советской Прибалтике.— Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1974, с. 82—85.
- Карпова-Бенуа Е. И. К морфологии и биологии ядовитого гриба *Claviceps paspali* Stev. et Hall.— Ботан. материалы отд. споровых растений, 1955, 10, с. 166—176.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология.— М.: Мир, 1978.— 258 с.
- Коваль Э. З. К микрофлоре Курильских островов.— В кн.: Материалы по природ. ресурсам Камчатки и Курильских о-вов. Магадан: Изд-во Дальневост. фил. Сиб. отд-ния АН СССР, 1960, с. 101—133.
- Коваль Э. З. Нові для флори РСР види грибів з роду *Cordyceps*.— Укр. ботан. журн., 1961, 18, № 1, с. 99—103.
- Коваль Э. З. Новые виды *Cordyceps* с юга Приморья.— Ботан. материалы отд. споровых растений, 1961, 14, с. 158—164.
- Коваль Э. З. Виды *Cordyceps* с юга Приморья.— В кн.: Материалы 2-й науч. конф. молодых специалистов. Владивосток: Изд-во Дальневост. фил. Сиб. отд-ния АН СССР, 1961, вып. 1, с. 21—24.
- Коваль Э. З. Микрофлора заповедника «Кедровая паадь».— Комаров. чтения, 1962, вып. 10, с. 37—58.
- Коваль Э. З. Цікаві мікологічні знахідки в Кримському заповідно-мисливському господарстві.— Укр. ботан. журн., 1962, 19, № 2, с. 86—87.
- Коваль Э. З. Новый вид — *Cordyceps pentatomi* Koval.— Новости систематики высших растений за 1963 г., 1964 г., с. 166—168.
- Коваль Э. З. Участие некоторых групп микромицетов в лесных биоценозах юга Приморья.— В кн.: Проблемы изучения грибов и лишайников: IV Симпоз. Прибалт. микологов и лихенологов (Тарту, окт., 1965 г.). Тарту, 1965, с. 44—46.
- Коваль Э. З. Два редких вида сумчатых грибов с Курильских островов.— Новости систематики высших растений, 1970, 6, с. 113—116.
- Коваль Э. З. Грибы, растущие на грибах из р. *Cordyceps*, на Дальнем Востоке.— Там же, 1973, 10, с. 114—116.
- Коваль Э. З. Определитель энтомофильных грибов СССР.— Киев: Наук. думка, 1974 а.— 260 с.
- Коваль Э. З. О критерии вида у грибов рода *Cordyceps*.— В кн.: Современные успехи микологии и лихенологии в Советской Прибалтике. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1974 б, с. 90—94.

- Коваль Э. З. К пониманию некоторых светлоокрашенных видов грибов рода *Cordyceps*.— Новости систематики низших растений, 1974, 11, с. 206—211.
- Коваль Е. З. Ареалогічний аналіз видів роду *Cordyceps*, виявлених в СРСР.— В кн.: VI з'їзд Укр. ботан. т-ва (Ужгород, жовт., 1974). К. : Наук. думка, 1977, с. 200.
- Коваль Э. З. О таксономическом положении и классификации р. *Cordyceps*.— В кн.: Экологические особенности низших растений Советской Прибалтики. Вильнюс : Изд-во АН ЛитССР, 1977, с. 112—114.
- Коваль Э. З. Новые виды энтомофильных гименицетов.— В кн.: Новости систематики высших и низших растений УССР. Киев : Наук. думка, 1977, с. 203—209.
- Коваль Э. З. Новый для микофлоры Украины редкий вид *Gibellula leiopus* (Vuill.) Mains и его распространение в СССР.— Там же, с. 209—213.
- Коваль Э. З. Редкие для СССР виды грибов рода *Cordyceps* из Приморского края.— Новости систематики низших растений, 1977, 14, с. 84—92.
- Коваль Э. З. Выделение и культивирование коремальных энтомофилов.— В кн.: Материалы конф. по спорным растениям Средней Азии и Казахстана (Душанбе, сент. 1978 г.). Душанбе, 1978, с. 179.
- Коваль Э. З., Назарова М. Новые виды грибов рода *Cordyceps* из Приморского края.— Новости систематики низших растений, 1970, 6, с. 108—113.
- Ковров Б. Г., Косолапова Л. Г. Исследование биологической эволюции с помощью дискретной математической модели.— Журн. общ. биологии, 1975, 36, № 4, с. 492—498.
- Козловский А. Г., Аринбасаров М. У., Соловьева Т. Ф. и др. Алкалоиды гриба *Claviceps* sp. ИБФМ-401.— Прикл. биохимия и микробиология, 1980, 16, № 4, с. 569—571.
- Комаров В. Л. Учение о виде у растений.— М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1940.— 40 с.
- Контримавичус В. Л. Паразитизм и эволюция экосистем (экологические аспекты паразитизма).— Журн. общ. биологии, 1982, 43, № 3, с. 291—303.
- Кошелей Ю. В., Лешняк Э. П., Макарова О. П. Прижизненная морфометрия клеток.— М. : Наука, 1977.— 128 с.
- Крицкий М. С. Светозависимые процессы у грибов и их эволюционные взаимоотношения с фотобиологическими явлениями у других групп организмов.— В кн.: Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. (Ленинград, июль, 1975 г.). Л. : Наука, 1975, с. 76.
- Купреев В. Ф. О происхождении и эволюции паразитизма у грибов.— Сов. ботаника, 1940, № 5/6, с. 8.
- Лавицька З. Г. Розвиток грибів на аморфі в різних умовах її зростання.— Ботан. журн. АН УРСР, 1954, 11, № 1, с. 108—110.
- Лагров Н. Н. Микологические заметки. II. Новый для Сибири паразит муравья *Cordyceps formicivora* Schrot.— Зам. по фауне и флоре Сибири 1949, 16, с. 68—70.
- Лебедева А. О грибе *Cordyceps clavulata*, паразитирующем на червце *Lecanium cogni*.— Любитель природы, 1916, № 9/10, с. 1—5.
- Лонг Ч. А. Фенотипические вариации размера тела и формы и роль корреляции а популяционной морфологии.— Журн. общ. биологии, 1982, 43, № 3, с. 360—366.
- Мажедайтис И. Грибы, обитающие на грибах.— Сб. науч. ст. Ин-та ботаники АН ЛитССР, 1961, № 1, с. 16—18.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики.— М. : Мир, 1971.— 460 с.
- Майр Э. Популяция, анды и эволюция.— М. : Мир, 1974.— 597 с.
- Мережко Т. О. Таксономічні критерії систематики грибів порядку *Clavicipitales*.— Укр. ботан. журн., 1981, 38, № 6, с. 90—95.
- Методы экспериментальной микологии : Справ./ Под ред. В. И. Билай.— Киев : Наук. думка, 1982.— 550 с.
- Маркин Б. М., Розенберг Л. С. Фитоценология : Принципы и методы.— М. : Наука, 1978.— 211 с.
- Паунов Н. А. Вопросы эволюции паразитизма у грибов.— Сов. ботаника, 1939, № 6/7, с. 28—30.

- Наумов Н. А. Определитель низших растений. Т. 3. Грибы / Под ред. Л. И. Курсанова. — М.: Сов. наука, 1954. — 454 с.
- Новожилов Ю. И. Популяционная структура и политипическая емкость вида. — Экология, 1983, № 2, с. 3—8.
- Оранская М. С., Гончарова Л. Ф., Безбородов А. М. Алкалоиды спорыньи. — Микробиол. синтез, 1969, № 2, с. 14.
- Осипян Л. Л. К вопросу о жизненных формах несовершенных грибов. — Микология и фитопатология, 1970, 4, № 2, с. 169—173.
- Пармasto Э. Х. О распространении представителей рода *Elaphomyces* и паразитирующего на них гриба *Cordyceps orphiloglossoides* в Эстонской ССР. — Ежегодник О-ва естествоиспытателей, 1959, 51, с. 183—188.
- Печуркин Н. С. Популяционная микробиология. — Новосибирск: Сиб. отд-ние СССР, 1979. — 273 с.
- Пидопличко Н. М. Грибная флора грубых комаров. — Киев: Изд-во АН УССР, 1953. — 366 с.
- Проценко Е. П. Значение гриба *Aschersonia* в природе и практической деятельности человека. — Биол. метод борьбы с насекомыми, 1967, вып. 19, с. 147—215.
- Пшедецкая Л. И. Зависимость развития штаммов *Claviceps purpurea* Tul. — Там же, 1974, № 21, с. 57—61.
- Пшедецкая Л. И. Видовые критерии рода *Claviceps* Tul. — В кн.: Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. (Ленинград, июнь 1975 г.). Л.: Наука, 1975, с. 79.
- Ржезачек З. Физиологические аспекты образования алкалоидов спорыньи. — Прикл. биохимия в микробиологии, 1983, 19, № 2, с. 267—276.
- Ржезачек З., Воржишек И., Козова Я. Морфологическая дифференциация клеток в погруженных культурах *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul., образующих алкалоиды. — Микробиология, 1975, 44, № 3, с. 559—562.
- Самозвалова Г. В. Влияние условий внешней среды на проявление наследственных особенностей организмов, их адаптацию и эффект селекции. — Успехи совр. биологии, 1980, 90, вып. 3 (6), с. 447—461.
- Саркисова М. А., Шаин С. С., Бритвенко Л. И. Пояск новых штаммов спорыньи — продуцентов пептидных эргоалкалоидов. — Микология и фитопатология, 1983, 10, вып. 3, с. 202—205.
- Саркисова М. А., Шалагина А. И., Баньковская А. Н. Влияние условий выращивания на рост спорыньи — *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul. и синтез алкалоидов а сапрофитной культуре. — Микол. и фитопатол., 1979, 13, № 6, с. 479—485.
- Саркисов А. Х., Королева В. П., Квашнина Е. С., Грезин В. Ф. Диагностика грибных болезней (микозов и микотоксикозов) животных. — М.: Колос, 1971. — 144 с.
- Смицкая М. Ф. Возможные эволюционные связи родов оперкулятных дискомицетов. — Микология и фитопатология, 1981, 15, вып. 1, с. 55—59.
- Томилини Б. А. О новой систематике и терминологии сумчатых грибов. — Новости систематики низших растений, 1967, 3, с. 194—199.
- Томилини Б. А. Вопросы филогении аскококулярных грибов. — В кн.: Проблемы филогении низших растений. Л.: Наука, 1974, с. 54—61.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. — 244 с.
- Томилини Б. А. Морфогенез аскомицетов и некоторые вопросы их эволюции. — В кн.: Новости систематики низших растений, 1981, 18, с. 114—130.
- Траншель В. Г. Список грибов, собранных в Валдайском уезде Новгородской губернии. — Отчет биол. станции, 1900, № 1, с. 160—203.
- Феофилова Е. П. Пигменты микроорганизмов. — М.: Наука, 1974. — 217 с.
- Хохряков М. К. О виде у грибов. — Ботан. журн., 1955, 40, № 1, с. 33—45.
- Шалагина А. И., Баньковская А. Н. О селекции штаммов возбудителя спорыньи. — Микол. и фитопатол., 1981, 15, № 1, с. 17—20.

- Шалагина А. И., Баныковская А. Н., Саркисова М. А.** Влияние генеративного размножения на продуктивность спорыньи.— Там же, № 4, с. 291—295.
- Шалагина А. И., Островская Н. И., Баныковская А. Н., Баныковский А. И.** Получение классических эрготалкалоидов в сапрофитной культуре *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.— Микробиология, 1965, 34, № 6, 4. 901—903.
- Шmidt В. М., Баранова Е. В.** Применение метода таксономического анализа для сравнения флор по их историко-географическим связям.— Журн. общ. биологии, 1975, 34, № 4, с. 355—363.
- Ячевский А. А.** Определитель грибов. Т. 1. Совершенные грибы.— Спб., 1913.— 934 с.
- Ячевский А. А.** Основы микологии.— М.; Л.: ОГИЗ, 1933.— 1036 с.
- Agramona F., Chain E. B., Ferretti A. et al.** Production of a new lysergic acid derivative in submerged culture by a strain of *Claviceps paspali* Stev. et Hall.— Proc. Roy. Soc. London, B, 1961, N 155, p. 26—30.
- Ainsworth G. C., Sparrow F. R., Sussman A. S.** The fungi (An advanced treatise). v. 4. A.— New York etc.: Acad. press, 1973.— 621 p.
- Alexopoulos C. J.** Einführung in die Mycologie.— Jena: Fischer, 1966.— 495 p.
- Arx J. A.** On the ontogeny of the fungus spore.— Neth. J. Plant Pathol., 1970, N 76, p. 147—151.
- Arx J. A., Müller E.** Die Gattungen der amerosporen Pyrenomyceten. Wabern; Bern, 1954.— 434 S.
- Arx J. A., Müller E.** A re-evaluation of the bitunicate ascomycetes with keys to the families and genera.— Stud. Mycol., 1975, N 9, p. 1—159.
- Babal-Ahary A., Daboussi-Bareyre M. J., Parisot D.** Isolation and genetic analysis of self — sterility and perithecial pigmentation mutants in a homothallid isolate *Nectria haematococca*.— Can. J. Bot., 1982, 60, N 1, p. 79—84.
- Bacon Ch. W., Porter J. K., Robbins J. D.** Laboratory production of ergot alkaloids by species of *Balanis*.— J. Gen. Microbiol., 1979, 113, N 1, p. 119—126.
- Bacon Ch. W., Porter J. K., Robbins J. D., Luttrell E. S.** *Epichloe typhina* from toxic acid festucue grasses.— Appl. Environm. Microbiol., 1977, 34, N 5, p. 576—581.
- Balazy S.** A review of entomopathogenic species of the genus *Cephalosporium* Corda (Mycota, Hyphomycetales).— Bull. Soc. amis. sci. et lett. Pozn. D, 1973, 14, p. 101—137.
- Barr M. E.** Some amerosporous ascomycetes on Ericaceae and Empetraceae.— Mycologia, 1970, 62, N 3, p. 377—394.
- Barr M. E.** A classification of Loculoascomycetes.— Ibid., 1979, 71, N 5, p. 935—957.
- Basith M., Madelin M. F.** Studies on the production of perithecial stromata by *Cordyceps militaris* in artificial culture.— Can. J. Bot., 1968, 46, N 4, p. 473—480.
- Baumert A., Groeger D.** Proteolytic enzyme activities of *Claviceps purpurea* under submerged culture.— Biochem. and Physiol. Pflanz, 1972, 177, N 1, p. 18—28.
- Bechet M., Bechet J.** Fungi parasitic and saprophytic on insects (1).— Studia Univ. Babeş-Bolyai. Ser. biol., 1960, N 2, p. 95—103.
- Bentley H. R., Cunningham K. G., Spring F. S.** Cordycepin, a metabolic product from cultures of *Cordyceps militaris* (Linn.) Link. II. The structure of cordycepin.— J. Chem. Soc., 1951, p. 2301—2305.
- Bessey E. A.** Morphology and taxonomy of fungi.— Philadelphia; Toronto: Blakiston co, 1950.— 791 p.
- Blackwell W., Gilbertson R. L.** *Cordycepioides octosporus*, a termite suspected pathogen from Jalisco, Mexico.— Mycologia, 1981, 73, N 2, p. 358—362.
- Boratynska W., Dabrowska J.** Loss of reproduction capacity by a *Claviceps purpurea* Tul. ergotoxine strain cultivated on rye. I. Reasons and determination of symptoms accompanying the phenomenon.— Herba pol., 1976, 22, N 1, p. 51—62.
- Boratynska W., Dabrowska J.** Case of loss of productivity by a *Claviceps purpurea* Tul. ergotoxin strain cultivation on rye. II. Methods to restore productivity of ergotoxin strain Pl. 10.— Ibid., 1978, 24, N 1/2, p. 65—74.
- Cain R. F.** Evolution of fungi.— Trans. Br. mycol. Soc., 1972, 64, pt 1, p. 1—15.

- Campbell W. P. Studies on ergot infection in gramineous hosts.— *Can. J. Bot.*, 1957, 35, N 3, p. 315—320.
- Carilli A., Pacioni G. Growth and sporulation of *Cordyceps militaris* (Linn. ex Fr.) Link in submerged culture.— *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1977, 68, N 2, p. 237—243.
- Cejp R. Hynuti vos housenici Ditmarovon (*Cordyceps ditmari* Quel.).— *Ceska Mycol.*, 1956, 10, N 1, s. 31—36.
- Cejp R. Honby.— *Phraha : Ceskosl. Akad. ved.*, 1957.— 495 s.
- Chandhuri H. Note on a *Cordyceps* from Tibet.— *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1931, 26, pt. 2/3, p. 203—205.
- Chatterjee R., Srinivasan K. S., Maiti P. C. *Cordyceps sinensis* (Berk.) Sacc. Structure of corycepic acid.— *J. Amer. Pharm. Assoc. Sci. Ed.*, 1957, 46, p. 114—118.
- Clerk G. C., Madelln M. F. The longevity of conidia of three insect parasitizing hyphomycetes.— *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1965, 48, pt. 2, p. 193—209.
- Cooke R. C., Mitchell D. T. Sclerotium size and germination in *Claviceps purpurea*.— *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1966, 49, N 1, p. 95—100.
- Cooke R. C., Mitchell D. T. Germination pattern and capacity for replated stroma formation in *Claviceps purpurea*.— *Ibid.*, 1967, 50, pt 2, p. 275—283.
- Cooke R. C., Mitchell D. T. Carbohydrate physiology of sclerotia of *Claviceps purpurea* during dormancy and germination.— *Ibid.*, 1969, 54, pt 1, p. 93—99.
- Cooke R. C., Mitchell D. T. Sugars and polyols in sclerotia of *Claviceps purpurea*, *C. nigricans* and *Sclerotinia currejana* during germination.— *Ibid.*, 52, N 3, p. 365—372.
- Cunfer B. M. Biological control of *Claviceps purpurea* by *Fusarium* sp.— *Annu. Proc. Amer. Phytopathol. Soc.*, 1974, 1975, N 1, p. 26.
- Cunfer B. M. Colonization of ergot honeydew by *Fusarium heterosporum*.— *Phytopathology*, 1975, 65, N 2, p. 1372—1374.
- Cunfer B. M. Inhibition of conidial germination by *Claviceps purpurea* honeydew fluid.— *Can. J. Bot.*, 1976, 54, N 22, p. 2541—2545.
- Cunningham R. G., Hutchinson S. A., Mason W., Spring F. S. Cordycepin, a metabolic product from culture of *Cordyceps militaris*. I. Isolation and characteristics.— *J. Chem. Soc.*, 1951, p. 2299—2300.
- Cunningham R. G., Mansovo W., Spring F. C. Cordycepin, a metabolic product, isolated from culture of *Cordyceps militaris*.— *Nature*, 1950, 165, N 4231, p. 942.
- Czeczuga B. Investigations on carotenoids in fungi: 8. Members of Humariaceae.— *Nova Hedwigia*, 1980, 32, N 2/3, p. 355—360.
- Dawn M. B., Keller B. J., Guarino A. J. Growth of unicellular forms of the fungus *Cordyceps militaris* and analysis of the chemical composition of their walls.— *J. Gen. Microbiol.*, 1971, 69, N 2, p. 253—259.
- De Andrade, Salgueiroa C. F. Natural epizootic caused by *Cordyceps unilateralis* in adults of *Camponotus* sp. in the region of Manaus, Amazonas, Brazil.— *Acta amazon.*, 1981, 10, N 3, p. 671—678.
- Demeke T., Iemane K., Whhib E. Ergotism: A report on an epidemic, 1977—1978.— *Ethiop. Med. J.*, 1979, 17, N 4, p. 107—114.
- Dennis R. W. G. *British Ascomycetes*.— London : Cramer, Weinheim, 1968.— 455 p.
- Dickerson A. G., Mantle P. G., Sczyrbak C. A. Autolysis of extracellular glucans produced in vitro by a strain of *Claviceps purpurea*.— *J. Gen. Microbiol.*, 1970, 60, N 4, p. 403—415.
- Dickerson A. G., Mantle P. G., Nisbet L. J. Carbon assimilation by *Claviceps purpurea* growing as a parasite.— *Ibid.*, 1976, 67, N 2, p. 267—276.
- Dickerson A. G., Mantle P. G., Nisbet L. J., Shaw B. J. A role for glucanases in the parasitism of cereals by *Claviceps purpurea*.— *Physiol. Plant Pathol.*, 1978, 12, p. 55—62.
- Diehl W. Balansia and the Balansiae in America.— *U. S. Dep. Agr. Monogr.*, 1950, N 4, p. 1—82.
- Dingley J. M. The Hypocreales of New Zealand. V. The genera *Cordyceps* and *Torubella*.— *Trans. Roy. Soc. N. Z. Biol. Sci.*, 1953, N 81, p. 329—343.

- Dot Y.* Two species of *Torrubiella* and their conidial states.— *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 1977, 18, N 1/2, p. 110—114.
- Doguet G.* Morphologie, organogenie et evolution nucleaire de l'*Epichloe typhina*. Laplace des Clavicipitaceae dans la classification.— *Bull. Soc. Mycol. France*, 1960, 76, p. 171—203.
- Eckblad F. E.* On the Norwegian species of *Cordyceps*.— *Personia*, 1963, 16, N 1, p. 16—18.
- Esser K., Tudzynski P.* Genetics of the ergot fungus *Claviceps purpurea*. 1. Proof of a monoecious life cycle and segregation patterns for mycelial morphology and alkaloid production.— *Theor. and Appl. Genet.*, 1979, 53, N 1, p. 145—149.
- Evans H. C., Samson R. A.* *Cordyceps* species and their anamorphs pathogenic on ants (Formicidae) in tropical forest ecosystems. 1. The *Cephalotes* (Myrmicinae) complex.— *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1982, 79, pt 3, p. 431—453.
- Fassatlova O.* *Housenice mensi* — *Cordyceps gracilis* Grev. nova pro Československo.— *Ceska mykol.*, 1954, 8, N 1, s. 21—25.
- Font M. A.* Les pigments de l'ergot de seigle.— *Ann. physiol. veget.*, 1968, 10, N 4, p. 277—298.
- Friederichsen J., Engel H.* Der Farbstoff von *Cordyceps militaris* L.— *Arch. Mikrobiol.*, 1958, 30, N 4, S. 127—128.
- Gailum J.* Unusual fruiting of *Cordyceps militaris*.— *Mycologia*, 1960, 53, N 6, p. 958.
- Gams W.* *Cephalosporium*artige Schimmelpilze.— *Baarn : Fisher*, 1971.— 280 s.
- Gäumann E. A.* Die Pilze. Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie.— *Basel : Birkhäuser*, 1949.— 382 S.
- Gäumann E. A.* Die Pilze.— *Basel : Birkhäuser*, 1964.— 541 S.
- Gay C. N., Shattock R. C.* *Fusarium heterosporum* and *Claviceps purpurea* on *Lolium perenne*.— *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1980, 74, pt 3, p. 537—542.
- Glund K., Ristatan C., Schlee D.* Glucose catabolism during alkaloid production in a strain of *Claviceps purpurea*.— *Folia microbiol.*, 1981, 26, N 5, p. 398—402.
- Glund K., Schlee D., Reinbothe H.* Citric acid cycle during alkaloid production in *Claviceps purpurea*.— *Biochem. und Physiol. Pflanz.*, 1979, 174, N 8, S. 660—671.
- Grm B., Mele M., Kremser M. L.* Model of growth and ergot z alkaloid production by *Claviceps purpurea*.— *Biotechnol. and Bioeng.*, 1980, 22, N 2, p. 255—270.
- Guarino A. J., Kredich N. M.* Isolation and identification of 3'-amino-3'-deoxyadenosine from *Cordyceps militaris*.— *Biochim. et biophys. acta*, 1963, 68, N 2, p. 317—319.
- Hadley G.* Development of stromata in *Claviceps purpurea*.— *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1968, 51, pt. 5, p. 763—769.
- Hama Taketo, Takahiro Ozawa.* A study of *Cordyceps* sp. on larvae of *Mimela costata* Hope.— *Trans. Mycol. Soc. Jap.*, 1976, 17, N 3/4, p. 327—334.
- Hama Taketo, Takahiro Ozawa.* A study on *Cordyceps* sp., infecting cocoons of *Diprion nipponica* Rohwer : First report.— *Trans. mycol. Soc. Jap.*, 1977, 18, N 3, p. 318—327.
- Hanesstan S., De Jongh D. C., Mc Closkey A.* Further evidence on the structure of cordycepin.— *Biochim. et biophys. acta*, 1966, 117, N 3, p. 480—482.
- Hartmann G. C., Wasti S. S., Hendrickson D. L.* Murine safety of 2 species of entomogenous fungi *Cordyceps militaris* and *Paecilomyces fumoso-roseus*.— *Appl. Entomol. and Zool.*, 1979, 14, N 2, p. 217—220.
- Hennings P.* Einige neue *Cordyceps* — Arten aus Surinam.— *Hedwigia*, 1902, 41, N 1, S. 167—169.
- Hocking D.* *Cordyceps barnesii* Thw., a fungal parasite of white grub in sugar cane.— *E. Afr. Agr. and Forest J.*, 1966, 32, N 1, p. 75—78.
- Hoeregott H.* Zum Tryptophanabbau bei *Cordyceps militaris* Stämmen in saprophytischen Kulturen.— *Biochem. und Physiol. Pflanz.*, 1973, 164, N 5/6, S. 500—508.
- Imai S.* On a new species of *Cordyceps* parasitic on *Elaphomyces* in Japan.— *Proc. Imp. Acad. Jap.*, 1934, 10, p. 48—50.

- Ingold C. T.* The water-relations of spore discharge in *Epichloë*.— *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1948, 31, pt. 4, p. 277—280.
- Ingold C. T.* Fungal spores: their liberation and dispersal.— Oxford: Clarendon, 1971.— 432 p.
- Jagger D. V., Kredtch N. M., Guarino A. J.* Inhibition of Ehrlich mouse ascites tumor growth by cordycepin.— *Cancer Res.*, 1961, N 21, p. 216—220.
- Jenkins W. A.* The development of *Cordyceps agariciformis*.— *Mycologia*, 1934, 26, N 2, p. 220—243.
- Jonsell L.* *Claviceps nigricans* in Sweden.— *Sven. bot. tidskr.*, 1979, 73, N 5, p. 349—352.
- Jung M., Rochelmeyer H.* Zur Morphologie und Cytologie von *Claviceps purpurea* Tul. in saprophytischen Kultur.— *Beitr. Biol. Pflanz.*, 1961, N 35, S. 343—350.
- Keller U., Zocher R., Kleinkauf H.* Biosynthesis of ergotamine in protoplasts of *Claviceps purpurea*.— *J. Gen. Microbiol.*, 1980, 118, N 2, p. 485—494.
- Klenow H., Overgaard-Hansen K.* Effect of cordycepin triphosphate on the incorporation of (8-¹⁴C) adenine and (3⁷p) orthophosphate into the acidsoluble ribotides of Ehrlich ascites tumour cells.— *Biochim. et biophys. acta*, 1964, N 80, p. 500—504.
- Kobayasi Y.* On the specific connections of *C. entomorrhiza* and *Tilachliopsis nigra*.— *Bot. mag. Tokyo*, 1937, 54, N 1, p. 97—102.
- Kobayasi Y.* On the genus *Cordyceps* and its allies on Cicadidae from Japan.— *Bull. Biogeogr. Soc. Jap.*, 1939, 9, p. 145—176.
- Kobayasi Y.* The genus *Cordyceps* and its allies.— *Sci. Repts Tokyo Bunrika Daigaku B*, 1941, N 5, p. 53—260.
- Kobayasi Y.* Several species of the genus *Cordyceps* and their conidial forms.— *J. Jap. Bot.*, 1949, 24, N 5, p. 176—180.
- Kobayasi Y.* Monographic studies of *Cordyceps*. 2. Group parasitic on cicadidae.— *Bull. Nat. Sci. Mus.* 1963, 6, p. 284—314.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies. (1).— *J. Jap. Bot.*, 1977, 52, N 1, p. 21—30.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (2).— *Ibid.*, N 3, p. 1—7.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (3).— *Ibid.*, N 4, p. 15—21.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (4).— *Ibid.*, N 7, p. 21—27.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (5).— *Ibid.*, N 9, p. 13—16.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (6).— *Ibid.*, N 11, p. 24—30.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (7).— *Ibid.*, 1978, 53, N 11, p. 16—20.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (8).— *Ibid.*, 1979, 54, N 4, p. 16—23.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (9).— *Ibid.*, N 5, p. 18—26.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (10).— *Ibid.*, N 7, p. 19—25.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (11).— *Ibid.*, N 9, p. 4—8.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (12).— *Ibid.*, N 11, p. 4—13.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (13).— *Ibid.*, 1980, 55, N 3, p. 22—28.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (14).— *Ibid.*, N 6, p. 20—27.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (15).— *Ibid.*, N 9, p. 24—28.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (16).— *Ibid.*, N 12, p. 15—18.

- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (17).— *Ibid.*, 1981, 56, N 1, p. 1—8.
- Kobayasi Y.* Miscellaneous notes on the genus *Cordyceps* and its allies (18).— *Ibid.*, N 5, p. 14—21.
- Kobayasi Y.* Revision of the genus *Cordyceps* and its allies.— 1.— *Bull. Nat. Sci. Mus.*, 1981, 7, N 1, p. 223—228.
- Kobayasi Y.*, *Shimizu D.* Monographic studies of *Cordyceps*. 2. Group parasitic on Cicadidae.— *Ibid.*, 1963, N 6, p. 286—314.
- Kobayasi Y.*, *Shimizu D.* The genus *Cordyceps* and its allies from New Guinea.— *Ibid.*, 1976, 2, N 4, p. 133—152.
- Kobayasi Y.*, *Shimizu D.* Two new species of *Podonectria* (Clavicipitaceae).— *Ibid.*, 1977, 3, N 3, p. 93—97.
- Kobayasi Y.*, *Shimizu D.* *Cordyceps* species from Japan.— *Ibid.*, 1978, 4, N 2, p. 44—63.
- Kobayasi Y.*, *Shimizu D.* *Cordyceps* species from Japan 2.— *Ibid.*, 1980, 6, N 3, p. 77—96.
- Kobayasi Y.*, *Shimizu D.* *Cordyceps* species from Japan. 3.— *Ibid.*, 1980, N 6, p. 125—145.
- Koch A. L.*, *Higgins M. L.*, *Doyle R. J.* The role of surface stress in the morphology of microbes.— *J. Gen. Microbiol.*, 1982, 128, pt. 5, p. 927—945.
- Kredich N. M.*, *Guarino A. J.* Homocitryllaminadenosine, a nucleoside isolated from *Cordyceps militaris*.— *J. Biol. Chem.*, 1961, N 236, p. 3300—3302.
- Kreisel H.* Grundzüge, eines natürlichen Systems der Pilze.— Jena : Fisher, 1969.— 245 S.
- Kumar A.* Production of phytotoxins in ergot of pearl millet (*Pennisetum glaucum*).— *Seed Sci. Technol.*, 1980, 8, N 3, p. 347—350.
- Kybal J.*, *Kleinerova E.*, *Bulant V.* Ergot alkaloids. VI. Nitrogen metabolism during the development of sclerotium of *Claviceps purpurea*.— *Folia microbiol.*, 1976, 21, N 6, p. 474—480.
- Latge J. P.*, *Vey A.* Etude de la pathogenie de la mycose a *Cordyceps militaris* chez deux lepidopteres.— *Ann. Soc. entomol. France*, 1974, 10, N 1, p. 149—159.
- Lewis D. H.* Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy.— *Biol. Rev.*, 1973, N 48, p. 261—278.
- Lewis R. W.* Production, storage and germination of conidia of *Claviceps purpurea*.— *Acta bot. Acad. sci. hung.*— 1959, 5, p. 71—78.
- Lewton — Brain L.* *Cordyceps ophioglossoides* (Ehrh) — *Ann. Bot. (London)*, 1901, 75, N 5, p. 521—531.
- Lloyd C. G.* Additional notes on *Cordyceps*.— *Mycol. Writ.*, 1916, N 4, p. 543—546.
- Loescke W.*, *Neumann D.*, *Groger D.*, *Schmauder H.-P.* Changes of the cytoplasmic ultrastructure during development of sclerotia in *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.— *Arch. Microbiol.*, 1980, 125, N 3, p. 251—259.
- Loescke W.*, *Neumann D.*, *Schmauder H.-P.*, *Groeger D.* Ultrastructure of submerged nonalkaloid producing strains of *Claviceps purpurea*.— *Biochem. und Physiol. Pflanz.*, 1980, 175, N 16, p. 552—561.
- Lohweg H.* Beobachtungen an *Cordyceps sinensis* (Berk.) Sacc. und verwandten Pilzen.— *Osterr. bot. Z.*, 1923, S. 294—302.
- Loveless A. R.* Conidial evidence for host restriction in *Claviceps purpurea*.— *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1971, 56, pt. 4, p. 419—439.
- Loveless A. R.*, *Peach J. M.* Evidence for the genotypic control of spore size in *Claviceps purpurea*.— *Ibid.*, 1974, 63, p. 612—616.
- Luttrell E. S.* The ascostromatic Ascomycetes.— *Mycologia*, 1955, 47, N 4, p. 511—532.
- Luttrell E. S.* The disease cycle and fungus host relationships in Dallis grass ergot.— *Phytopathology*, 1977, 67, N 6, p. 1461—1468.
- Luttrell E. S.* Host-parasite relationships and development of the ergot sclerotium in *Claviceps purpurea*.— *Can. J. Bot.*, 1980, 58, N 8, p. 942—948.
- Luttrell E. S.*, *Bacon C. W.* Classification of *Myriogenospora* in the Clavicipitaceae.— *Ibid.*, 1977, 55, N 2, p. 2090—2097.

- Maler W., Schumann B., Erge D., Geoger D.** Biosynthesis of ergot alkaloids by protoplasts of various *Claviceps purpurea* strains.— *Biochem. und Physiol. Pflanz.*, 1980, 175, N 8/9, S. 815—819.
- Maler W., Erge D., Schmidt J., Geoger D.** A blocked mutant of *Claviceps purpurea* accumulating chanoclavine-1-aldehyde.— *Experientia*, 1980, 36, N 12, p. 1353—1354.
- Mains E. B.** The genera *Cordyceps* and *Ophiocordyceps* in Michigan.— *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 1934, N 74, p. 263—271.
- Mains E. B.** A new species of *Cordyceps* with notes concerning other species.— *Mycologia*, 1937, 29, N 5, p. 674—677.
- Mains E. B.** *Cordyceps* species from Michigan.— *Pan. Mich. Acad. Sci. Arts, Lett.*, 1940, 25, p. 79—84.
- Mains E. B.** *Cordyceps* species from British Honduras.— *Mycologia*, 1940, 32, N 1, p. 16—22.
- Mains E. B.** Species of *Cordyceps*.— *Ibid.*, N 3, p. 310—320.
- Mains E. B.** *Cordyceps stylophora* and *C. ravenelii*.— *Ibid.*, 1941, 33, N 5, p. 611—617.
- Mains E. B.** Entomogenous fungi.— *Ibid.*, 1948, 40, N 4, p. 402—418.
- Mains E. B.** New species of *Torrubiella*, *Hirsutella* and *Gibellula*.— *Ibid.*, 1949, 41, N 2, p. 303—310.
- Mains E. B.** *Cordyceps bicephala* Berk. and *C. australis* (Speg.) Sacc.— *Bull. Torrey Bot. Club*, 1949, N 76, p. 24—30.
- Mains E. B.** The genus *Gibellula* on spiders in North America.— *Mycologia*, 1950, 42, N 2, p. 306—321.
- Mains E. B.** Entomogenous species of *Akanthomyces*, *Hymenostilbe* and *Insecticola* in North America.— *Ibid.*, 42, N 4, p. 566—568.
- Mains E. B.** Notes concerning entomogenous fungi.— *Bull. Torrey Bot. Club.*, 1951a, N 78, p. 122—133.
- Mains E. B.** Entomogenous species of *Hirsutella*, *Tilachlidium* and *Synnematum*.— *Mycologia*, 1951, 43, N 6, p. 691—718.
- Mains E. B.** Species of *Cordyceps* parasitic on *Elaphomyces*.— *Bull. Torrey Bot. Club*, 1957, N 84, p. 243—251.
- Mains E. B.** North American entomogenous species of *Cordyceps*.— *Mycologia*, 1958, 50, N 2, p. 169—222.
- Mains E. B.** North American species of *Aschersonia* parasites on *Aleyrodidae*.— *J. Insect. Pathol.*, 1959, 1, N 1, p. 43—47.
- Mains E. B.** Species of *Aschersonia* (*Sphaeropsidales*).— *Lloydia*, 1959, 22, N 3, p. 215—221.
- Maire R.** Recherches cytologiques sur quelques Ascomycetes.— *Ann. Mycol.*, 1905, 15, p. 521—531.
- Mantle P. G., Morris L. J., Hall S. W.** Fatty acid composition of sclerotial and sclerotial growth forms of *Claviceps purpurea* in relation to the production of ergoline alkaloids in culture.— *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1969, 53, N 4, p. 441—449.
- Mantle P. G., Nisbet L. J.** Differentiation of *Claviceps purpurea* in axenic culture.— *J. Gen. Microbiol.*, 1976, 93, N 3, p. 321—334.
- Mantle P. G., Shaw S.** A case study of the aetiology of ergot disease of cereals and grasses.— *Plant. Pathol.*, 1977, 26, N 3, p. 121—126.
- Mantle P. G., Tonolo A.** Relationship between the morphology of *Claviceps purpurea* and the production of alkaloids.— *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1968, 51, N 4, p. 499—505.
- Maran J.** Laboratorny pokusy s umelon infekci hmužu houbou *Cordyceps sphingum* Sacc.— *Cas. Cs. spol. entomol.*, 1948, 45, p. 113—119.
- Massee G.** A revision of the genus *Cordyceps*.— *Ann. Bot.*, 1895, N 9, p. 1—44.
- Mathieson F.** *Cordyceps aphodii*, a new species on pasture cockchafer grubs.— *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1949, 32, N 1, p. 113—136.
- Mhaskar D. N., Rao V. G.** Development of ascocarp in *Epichloe cinerea* (*Clavicipitaceae*).— *Mycologia*, 1970, 68, N 5, p. 994—1001.
- Mhaskar D. N., Rao V. G.** Cytology of ascus in *Epichloe cinerea* Berk. et Br. (*Clavicipitaceae*).— *Caryologia*, 1977, № 30, p. 122—126.

- Mijukovic M.** *Cordyceps clavulata* (Schw.) Ell. et Ev.— parasite de l'Eulecanium corni V. dans la vallee du Lim (Montenegro).— *Zastita Bilja*, 1963, 14, N 75, p. 572—580.
- Miller J. H.** A revision of the classification of the Ascomycetes with special emphasis on the Pyrenomycetes.— *Mycologia*, 1949, 41, N 1, p. 99—127.
- Milovidov P.** Prispevek k mikroskopičkomorfologickemu studiu vyvoje namele *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul. 1.— *Preslia*, 1954, N 26, p. 415—426.
- Milovidov P.** Prispevek k mikroskopičkomorfologickemu studiu vyvoje namele *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul. 2.— *Ibid.*, 1956, N 28, p. 380—392.
- Minter D. W., Brady B. L.** Mononematous species of *Hirsutella*.— *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1980, 74, N 2, p. 271—282.
- Mitchell D. T., Cooke R. C.** Some effects of temperature on germination and longevity of sclerotia in *Claviceps purpurea*.— *Ibid.*, 1968, 51, N 5, p. 721—729.
- Mitchell D. T., Cooke R. C.** Water uptake respiration pattern and lipid utilization in sclerotia of *Claviceps purpurea* during germination.— *Ibid.*, p. 731—736.
- Moureaux J.** *Cordyceps* the Congo Belge.— *Mem. Inst. roy. Colonial Belge*, 1949, 7, p. 1—57.
- Moureaux J.** *Cordyceps* du Congo Belge.— *Inst. Nat. Col. Belg. Mem. Ser.* 4, 1949, N 7/5, p. 40.
- Moureaux J.** Nouveaux *Cordyceps* du Congo.— *Lejeunia*, 1961, ser. 15, p. 1—37.
- Moureaux J.** des *Cordyceps* du Congo.— *Bull. Soc. roy. sci. Liege*, 1961, 30, N 7/8, p. 334—339.
- Moureaux J.** Description de trois autres *Cordyceps* du Congo.— *Lejeunia*, 1962, ser. 14, p. 1—24.
- Mower R. L., Hancock J. G.** Sugar composition of ergot honeydews.— *Can. J. Bot.*, 1975, 53, N 6, p. 2813—2825.
- Mower R. L., Hancock J. G.** Mechanism of honeydew formation by *Claviceps* species.— *Ibid.*, p. 2826—2834.
- Mower R. L., Snyder W. C., Hancock J. G.** Biological control of ergot by *Fusarium*.— *Phytopathology*, 1975, 65, N 1, p. 5—10.
- Müller E.** Beobachtungen an Ascomyceten.— *Sydowia*, 1965, N 18, p. 86—105.
- Müller E., Dennis R. W. G.** Fungi venezuelani. VIII. Plectascales, Sphaeriales, Loculoascomycetes.— *Kew Bull.*, 1965, 19, p. 357—386.
- Müller E.** Systematik und Stammesgeschichte der Pilze.— *Fortschr. Bot.*, 1970, 32, S. 239—255.
- Müller-Rögler E.** *Cordyceps militaris* (Fr.) Link. Beobachtungen und Versuche anlaßlich eines Funges auf *Tipula paludosa* Meig.— *Z. angew. Entomol.*, 1965, 55, N 4, S. 409—418.
- Müller-Rögler E.** On mass cultivation, determination of effectiveness and standardization of insect pathogenic fungi.— In: *Insect pathology and microbial control* / Eds P. A. Van der Laan Amsterdam : North Holland Publ. co., 1967, p. 339—353.
- Munk A.** Danish Pyrenomycetes.— *Dan. bot. ark.*, 1957, 17, p. 1—149.
- Nannfeldt J. A.** Studien über die Morphologie und Systematic Pyrenomycetes.— *Nova acta Regiae soc. sci. uppsal.*, 1932, ser. 4, 8, p. 1—368.
- Nannfeldt J. A.** Jodine reactions in ascus plugs and their taxonomic significance.— *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1976, 67, N 2, p. 283—287.
- O'Donnell K. L., Common R. S., Imshaug H. A.** A new species of *Torrubiella* on a spider from the Falkland islands.— *Mycologia*, 1977, 69, N 3, p. 618—622.
- Overgaard-Hansen K.** The inhibition of 5-phosphoribosyl-4-pyrophosphate, formation by cordycepin triphosphate in extracts of Erlich ascites tumor cells.— *Biochem. et biophys. acta*, 1964, N 80, p. 504—507.
- Pacioni G.** Rinvenimento di *Hirsutella entomophila* Pat. nelle Alpi Marittime.— *J. Bot. Ital.*, 1977, 3, N 3, p. 36—43.
- Pacioni G.** Osservazioni al microscopio elettronico a scansione della conidiogenesi di *Cordyceps militaris*.— *Mycologia ital.*, 1977a, 6, N 2, p. 5—7.
- Pacioni G.** Interessanti funghi entomogeni italiani. I. *Paecilomyces fumoso-roseus*, *Cordyceps memorabilis*.— *J. Bot. Ital.*, 1977, 3, N 3, p. 145—151.
- Pacioni G.** Un novo ascomicete entomogeno rinvenuto in grotta : *Cordyceps riverae*.— *Ibid.*, 1978, 112, N 5/6, p. 395—398.

- Pactont G.* Some entomogenous fungi originalli referred to *Isaria*.— *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1980, 74, N 2, p. 239—245.
- Pactont G., Fizzi G.* *Paecilomyces farinosus*, the conidial state of *Cordyceps memorabilis*.— *Can. J. Bot.*, 1978, 56, N 4, p. 391—394.
- Papierok B., Charpentie M.-J.* Fungi developing on the Ivory Coast on the ant *Paltiothyreus tarsatus*: Relationship between the hyphomycete *Tilachlidiopsis catenulata* n. sp. and the ascomycete *Cordyceps myrmecophila*.— *Mycotaxon*, 1982, 14, N 1, p. 351—368.
- Patouillard N.* Quelques champignons du Tonkin.— *Bull. Soc. mycol. France*, 1913, 29, p. 206—228.
- Pazoutova S., Flieger M., Sajdl P. et. al.* The relationship between intensity of oxidative metabolism and predominance of agroclavine or clymoclavine in submerged *Claviceps purpurea* cultures.— *J. Nat. Prod. (Lloydia)*, 1981, 44, N 2, p. 225—235.
- Pazoutova S., Pokorny V., Rehacek Z.* The relationship between conidiation and alkaloid production in saprophytic strains of *Claviceps purpurea*.— *Can. J. Microbiol.*, 1977, 23, N 6, p. 1182—1187.
- Pazoutova S., Rehacek Z.* The role of citrate on the oxidative metabolism of submerged cultures of *Claviceps purpurea* 129.— *Arch. Microbiol.*, 1981, 129, N 3, S. 251—253.
- Pazoutova S., Rehacek Z., Polkorny V.* Microcycle sporulation in the *Claviceps purpurea* 244.— *Folia microbiol.*, 1978, 23, N 5, p. 376—378.
- Peach J. M., Loveless A. R.* A comparison of two method of inoculating *Triticum aestivum* with spore suspensions of *Claviceps purpurea*.— *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1975, 64, pt. 2, p. 328—331.
- Perez-Silva E.* Some species of the genus *Cordyceps* (Pyrenomycetes) in Mexico.— *Bol. Soc. mex. micol.*, 1977, N 11, p. 145—154.
- Perez-Silva E.* New records of the genus *Cordyceps* (Pyrenomycetes) in Mexico.— *Ibid.*, 1978, N 12, p. 19—26.
- Petch T.* The genera *Hypocrella* and *Aschersonia*.— *Ann. Roy. Bot. Gard. Paradisiya*, 1914, 5, p. 521—537.
- Petch T.* Studies in entomogeneous fungi. II. The genera *Hypocrella* and *Aschersonia*.— *Ibid.*, 1921, 7, p. 167—278.
- Petch T.* Studies in entomogenous fungi. I. The *Nectria* parasitic on scale insects.— *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1922, 9, pt. 1, p. 89—107.
- Petch T.* Studies in entomogenous fungi. III. *Torrubiella*.— *Ibid.*, p. 108—128.
- Petch T.* Studies in entomogeneous fungi. IV. Some Ceylon *Cordyceps*.— *Ibid.*, 1924, 10, pt. 1, p. 28—45.
- Petch T.* Studies in entomogeneous fungi. XII. *Peziotrichum lachnella*, *Ophionectria coccorum*, *Volutella epicoccum*.— *Ibid.*, 1927, 12, N 1, p. 44—52.
- Petch T.* *Isaria cicadae*.— *Ibid.*, 1931, 16, pt. 1, p. 76.
- Petch T.* *Gibellula*.— *Ann. Mycol.*, 1932, 30, p. 386—393.
- Petch T.* A list of the entomogenous fungi of Great Britain.— *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1932, 17, pt. 3, p. 170—278.
- Petch T.* *Cordyceps sobolifera*.— *Ibid.*, 1933, 18, pt. 1, p. 64.
- Petch T.* *Cordyceps sobolifera*.— *Ibid.*, 1935, 19, pt. 2, p. 174—177.
- Petch T.* *Claviceps*.— *Naturalist*, 1935, N 942, p. 151—155.
- Petch T.* *Cordyceps militaris* and *Isaria farinosa*.— *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1936, 20, N 2, p. 216—224.
- Petch T.* More about *Claviceps*.— *Naturalist*, 1937, N 961, p. 25—28.
- Petch T.* British *Hypocreales*.— *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1938, 21, pt. 1, p. 16—18.
- Petch T.* *Isaria cicadae* and *Cordyceps sobolifera*.— *Ibid.*, 1942, 25, N 3, p. 252—254.
- Petch T.* A revised list of British entomogeneous fungi. — *Ibid.*, 1948, 31, pt. 3/4, p. 286—304.
- Pilat A.* Housenice strevlikova, *Cordyceps entomorrhiza* (Dicks.) Link.— *Ces. mykol.*, 1953, N 7, p. 21—25.
- Porter J. K., Bacon Ch. W., Robbins J. D. et. al.* Indole alkaloids from *Balansia epichloe* (Weese).— *J. Agricult. Food Chem.*, 1977, 25, p. 88—93.
- Porter J. K., Bacon Ch. W., Robbins J. D.* Lysergic acid amide derivatives from *Balansia epichloe* and *B. claviceps* (Clavicipitaceae).— *J. Natur. Prod.*, 1979, 42, N 3, p. 309.

- Porter J. K., Bacon Ch. W., Robbins J. D. Ergosine, ergosinine and chanoclavine. I from *Epichloe typhina*.— J. Agr. and Food. Chem., 1979, 27, N 3, p. 595—598.
- Porter J. K., Bacon Ch. W., Robbins J. D., Betowski D. Ergot alkaloid identification in Clavicipitaceae systemic fungi of pasture grasses.— Ibid., 1981, 29, N 3, p. 653—657.
- Prakash H. S., Shetty H. S., Safeeulla K. M. Germination and nuclear behaviour of sexual and asexual propagules of *Claviceps fusiformis*.— Trans. Br. mycol. Soc., 1983, 81, pt 1, p. 465—69.
- Price P. W. Evolutionary biology of parasites.— Princeton — New Jersey : Princeton University Press, 1980.— 237 p.
- Ramakrishnan T. S., Ramakrishnan K. Ergot on bamboo.— Curr. Sci. (India), 1949, N 18, p. 343—344.
- Rehacek Z., Kozova J. Production of alkaloids and differentiation in a submerged culture of *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.— Folia microbiol., 1975, 20, N 2, p. 112—117.
- Reynolds D. R. Ascomycete systematics. The Luttrellian concept.— New York et al. : Springer, 1981.— 242 p.
- Rogerson C. T. The hypocrealean fungi (Ascomycetes, Hypocreales).— Mycologia, 1970, 62, N 5, p. 865—910.
- Rossman A. I. Podonectria, a genus in the Pleosporales on scale insects.— Mycotaxon, 1978, 10, N 2, p. 165—182.
- Pottman F., Guarino A. The inhibition of purine biosynthesis de novo in *Bacillus subtilis* by cordycepin.— Biochim. et biophys. acta, 1964, N 80, p. 640—647.
- Saccardo P. A. Sylloge Fungorum omnium hucusque cognitorum.— Pavia, 1882—1931.
- Sampson R. The systemic infection of grasses by *Epichloe typhina* (Pers.) Tul.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1933, 17, N 1, p. 30—49.
- Samson R. A. Paecilomyces and some allied hyphomycetes.— Stud. mycol., 1974, N 6, p. 1—117.
- Samson R. A., Evans H. C. Notes on entomogenous fungi from Ghana. I. The genera *Gibellula* and *Pseudogibellula*.— Acta bot. nederl., 1973, 22, N 5, p. 522—528.
- Samson R. A., Evans H. C. Notes on entomogenous fungi from Ghana II. The genus *Akanthomyces*.— Ibid., 1974, 23, N 1, p. 28—35.
- Samson R. A., Evans H. C. Notes on entomogenous fungi from Ghana. III. The genus *Hymenostilbe*.— Proc. Kon. ned. acad. wetensch. C, 1975, 78, N 1, p. 73—80.
- Samson R. A., Evans H. C., Klashorst Van der G. Studies on entomogenous fungi from Ghana. V. The genera *Stilbella* and *Polycephalomyces*.— Ibid., 1981, 84, N 3, N. 289—301.
- Schmauder H. P., Groger D., Losecke W. et al. Chemical composition of the hyphal wall of *Claviceps* species.— Biochem. und Physiol. Pflanzen, 1978, N 173, p. 295—301.
- Schreier E. Radiolabelled peptide ergot alkaloids.— Helv. chim. acta, 1976, 59, N 2, p. 585—606.
- Seaver F. J. The Hypocreales of North America. IV. Cordycipiteae.— Mycologia, 1911, 3, N 5, p. 207—230.
- Shanon L. The production of mature perithecia of *Cordyceps militaris* (Linn.) Link. in laboratory culture.— J. Elisha Mitchell. Sci. Soc., 1936, 52, N 1, p. 99—104.
- Shing S. Classification of *Cordyceps sobolifera* and *C. cicadae*.— Acta microbiol. sinica, 1975, 15, p. 21—26.
- Reynolds R. Ascomycete systematics : The Luttrellian concept.— New York et al. : Springer, 1981.— 242 p.
- Seitz L. M., Sauer D. B., Burroughs R. et al. Ergosterol as a measure of fungal growth.— Phytopathology, 1979, 69, N 1, p. 1202—1203.
- Shaw B. I., Mantle P. G. Host infection by *Claviceps purpurea*.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1980, 75, N 1, p. 77—90.
- Shaw B. J., Mantle P. G. Parasitic differentiation of *Claviceps purpurea*.— Ibid., p. 117—121.

- Singh R. A.* Meteorological factors influencing the occurrence of false-smut of rice.— *Indian J. Agric. Sci.*, 1974, 44, N 11, p. 718—721.
- Singh K. P., Husain A.* Effect of mechanical inoculation of rye (*Secale cereale*) earheads at different developmental stages on the yield and quality of commercial ergot.— *Indian J. Mycol. and Plant. Pathol.*, 1979, 9, N 1, p. 13—16.
- Singh S.* Occurrence of ergot and false floral smut on *Saccharum spontaneum* in India.— *Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz*, 1976, 83, N 7/8, S. 442—447.
- Sloska L., Grigorov J., Pashova S.* The conditions for alkaloid biosynthesis with *Claviceps* sp.— *Acta microbiol. bulg.*, 1979, 5, p. 49—57.
- Smárda F.* *Cordyceps capitata* Holmsk.— *Housenice palickovita na Morave*.— *Priroda*, 1941, N 34, p. 16—18.
- Spilsbury J. F., Wilkinson S.* The isolation festuclavine and two new clavine alkaloids from *Aspergillus fumigatus* Fres.— *J. Chem. Soc.*, 1961, 16, p. 2085.
- Stec-Rouppertowa W.* *Cordyceps psittillariformis* Berk. et Br. in Polen.— *Spraw. komis. fizyograf. Pol. akad. umiejet.*, 1938, 71, p. 1—12.
- Streiblova E., Ryc M., Kybal J.* Fine structure of imbedded sclerotial cells of *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul., revealed by freeze-etching.— *Z. Allg. Mikrobiol.*, 1978, 18, N 1, S. 123—134.
- Sydow H.* *Fungi himalayensis*.— *Ann. Mycol.*, 1938, 36, N 5/6, p. 16—18.
- Taber W. A.* Uptake and metabolism of succinic acid by washed mycelium of *Claviceps purpurea*.— *Mycologia*, 1973, 65, N 3, p. 558—580.
- Teng S. C.* A contribution to our knowledge of the higher fungi of China.— *Acad. sinica Press*, 1939.— 320 p.
- Thakur R. P., Williams R. J.* Pollination effects on pearl millet (*Pennisetum americanum*) ergot (*Claviceps fusiformis*).— *Phytopathology*, 1980, 70, N 2, p. 80—84.
- Thind K. S., Madan M.* Effect of various trace elements on the growth and sporulation of *Claviceps microcephala* and *Micraxyphiella hibiscifolia*.— *Proc. Indian Acad. Sci. B*, 1973, 78, N 5, p. 222—223.
- Throwler L. B., Lewis D. H.* Uptake of sugars by *Epichloe typhina* (Pers. ex Fr.) Tul. in culture and from its host, *Agrostis stolonifera* L.— *New Phytol.*, 1973, 16, 4, p. 501—508.
- Tulasne L. R.* Memoire sur l'ergot des Glumacees.— *Ann. sci. natur. bot.*, 3 ser., 1853, 20, p. 5—56.
- Uecker F. A.* Cytology of the ascus of *Claviceps phalaridis*.— *Mycologia*, 1980, 72, N 2, p. 270—279.
- Vaidya H., Desai J. D.* Cell differentiation and alkaloid production in *Claviceps* sp. strain SD58.— *Indian J. Exp. biol.*, 1981, 19, N 9, p. 829—831.
- Valadon L. R. G.* Carotenoids as additional taxonomic characters in fungi: a review.— *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1976, 76, N 1, p. 1—15.
- Van Etik G. W.* A comparative study of carotenoids of *Aschersonia aleyrodes* and *Aspergillus giganteus*.— *Antonie van Leeuwenhoek J. microbiol.*, 1979, 45, N 3, p. 417—422.
- Varitchak B.* Sur le developpement des peritheces chez le *Cordyceps militaris* (Linn.) Link.— *C. r. hebdom. seances Acad. sci.*, Paris, 1927, N 184, p. 622—624.
- Vaziri — Tehrani B., M. W. Dick.* Taxonomic significance of variations between ratios of cell wall amino acids in fungi, with special reference to Oomycetes.— *Trans. Br. mycol. Soc.*, 1980, 74, pt 2, p. 231—238.
- Vincens F.* Le *Cordyceps sphingum* (Tul.) Sacc. parasite des sphingides et de quelques autres lepidopteres.— *Bull. Soc. pathol. veg.*, 1914, N 1, p. 41—51.
- Vorisek J., Ludvik J., Rehacek Z.* The ultrastructure and morphogenesis of *Claviceps purpurea* during submerged alkaloid formation.— *J. Bacteriol.*, 1974, 120, N 3, p. 1401—1410.
- Vorisek J., Rehacek Z.* Origin of sclerotial cells in submerged *Claviceps purpurea* producing clavine alkaloids.— *Arch. Microbiol.*, 1976, 107, N 2, S. 321—325.
- Vorisek J., Sajdl P., Lojda Z.* Electron cytochemical localization of phospho (end) pyruvate carboxylase (EC. 4.1.1.31) in fungal (*Claviceps purpurea*) cells.— *Histochemic*, 1980, 67, N 3, p. 257—266.
- Vorisek J., Sajdl P.* Fine structural localization of oxalacetate-forming carboxy-

- lases in vacuoles of *Claviceps purpurea*.— J. Ultrastruct. Res., 1981, 75, N 3, p. 269—275.
- Wart C., Taber W. A.** Some aspects of phosphate metabolism of *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.— Can. J. Microbiol., 1960, 6, N 6, p. 675—678.
- Walker J.** Type studies on *Gauemannomyces graminis* and related fungi.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1972, 58, N 3, p. 427—457.
- Watkins J. E., Zittlefeld L. J.** Relationship of anthesis in waldorn wheat to infection by *Claviceps purpurea*.— Ibid., 1976, 66, N 2, p. 362—363.
- Webster J.** Graminicolous Pyrenomycetes. I—III.— Ibid. 1951, 34, N 3, p. 304—321.
- Webster J.** Graminicolous Pyrenomycetes. IV.— Ibid., 1952, 35, N 2, p. 208—214.
- Wehmeyer L. E.** The pyrenomycetous fungi.— Lehre : Cramer, 1975.— 250 p.
- Werdemann E.** Pilze.— In: Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien.— 12 Aufl. Berlin, 1954, p. 1—367.
- Western J. H., Cavett J. J.** The choke disease of cocksfoot (*Dactylis glomerata*) caused *Epichloe typhina* (Fr.) Tul.— Trans. Br. mycol. Soc., 1959, 42, N 2, p. 298—307.
- Whittemore C. T., Miller J. K., Mantle P. G.** Further studies concerning the toxicity of ingested ergot sclerotia (*Claviceps purpurea*) to young and growing pigs.— Res. Vet. Sci., 1977, 22, N 2, p. 146—150.
- Willis J. H.** Australian species of the fungal Genus *Cordyceps* with critical notes on collections in Australian herbaria.— Mülleria, 1959, N 1, p. 67—89.
- Wood G., Coley-Smith J. R.** Observatoions on the prevalence and incidence of ergot (*Claviceps purpurea*) disease in Great Britain, UK, with special reference to open-flowering male-sterile cereals.— Ann. Appl. Biol., 1980, 95, N 1, p. 41—46.
- Zablocka W.** O kilku nowych stanowiskach Maczuznika (*Cordyceps*).— Acta Soc. bot. pol., 1929, 6, N 2, p. 16—18.
- Zang Mu, Liu Daoging, Hu Ruoying.** Notes about *Cordyceps*.— Acta bot. yunnana, 1982, N 2, p. 173—176.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ КЛАВИЦИПИТАЛЬНЫХ ГРИБОВ

Akanthomyces aculeata Leb. 126
araneorum (Petch) Manis 145
Aschersonia alejrodis Webber 83
aurantiaca Petch 80
castanea Petch 81
duplex Berk. 82

Balansia Speg. em. Diehl 47
claviceps Speg. 48
cyperacearum (Berk. et Curt.) Diehl 49

Balansiaideae Diehl 47
Barya Fuckel 53
salacensis Racib. 53

Claviceps Tul. 42
paspali Stev. et Hall 43
purpurea (Fr.) Tul. 42
Clavicipitaceae (Lindau) Earle 41
Clavicipitoideae Diehl 42
Cephalosporium militare Y. Kobayasi 195
Cordyceps (Fr.) Link em. Kobayasi et Mains 84
acicularis Ravenel ex Berk. 87
albo-citrinus Koval 149
arachneicola Y. Kobayasi 150
atrobrunnea Penz. et Sacc. 153
atropuncta Koval 256
blattae Petch 92
capitata (Holms.) Ces. et D. Not. 236
chualasae Koval et Nazar. 155
clavulata (Schw.) Ell. et Everh. 92
coccinea Penz. et Sacc. 155
corallomyces Möller 129
crinalis Ellis ex Lloyd 131
deflectens Penz. et Sacc. 134
dipterigena Berk. et Br. 260
ditmari Quél. 158
doassansii Pat. 242
elongata Petch 109
entomorrhiza (Dickson) Lk ex Fr. 160
erotyli Petch 167
evdodgeorgiae Koval 263
flavo-brunnescens P. Henn. 169
formicarum Y. Kobayasi 264
gemella Moureau 171

gracilioides Y. Kobayasi 172
gracilis (Grév.) Mont. et Dur. 174
gryllotalpae Ellis et Seaver apud Lloyd 100
hokkaidoensis Y. Kobayasi 133
kobayasii Koval 178
lacroixii Har. et Pat. 180
larvarum (Westwood) Olliff 139
larvicola Quél. 266
martialis Speg. 185
manshurica Koval 182
melolonthae (Tul.) Sacc. 187
 var. *melolonthae* E. Mains 190
 var. *rickii* (Lloyd) E. Mains 190
militaris (Fr.) Link 191
 var. *sphaerocephala* Kunz. et Schm. 197
miniata J. Moureau 244
myrmecophila Ces. 198
neo-volkiana Y. Kobayasi 201
nikkoensis Y. Kobayasi 204
nutans Pat. 228
ophioglossoides (Ehrh.) Fr. 237
owariensis Y. Kobayasi, 206
paludosa Mains 112
pentatomi Koval 235
polyarthra Möller 208
pruinosa Petch 212
pseudoinsignis J. Moureau 246
sclerotium Quél. em. Y. Kobayasi 239
sinensis (Berk.) Sacc. 101
sobolifera (Hill.) Berk. et Br. 213
sphecocephala (Klotzsch. ex Berk.) Sacc. 246
stylophora Berk. et Br. 113
superficialis (Peck) Sacc. 141
takaomontana Yakusiji et Kumazawa 223
taylori (Berk.) Sacc. 226
thaxteri Mains 144
tricentrus Yasuda ex Lloyd 252
tuberculata (Lebert) Maire em. Petch 124
unilateralis (Tul.) Sacc. 103
 var. *clavata* Kobayasi 106
ussuriensis Koval 268

variabilis Petch 147
variegata J. Moureau 254
vorobjovii Koval et Nazar. 227
washingtonensis Mains 118

Cordycipitaceae Kreisel 52

Cordycipitaceae Koval 84

Epichloe (Fr.) Tul. 51

typhina (Pers. ex Fr.) Tul. 51

Fusicordyceps Koval 241

Gibellula leiopus (Vuillemin in Mau-
blanc) Mains 64

perexigua (Y. Kobayasi) Koval 57

pulchra (Sacc.) Cavara 74

Helminthascus W. Tranzschel 78

arachnophthora Tranzschel 78

Hirsutella eleutheratorum (Nees. ex Fr.)

Petch 164

formicarum Kobayasi 109

formicivora Petch 106

gigantea Petch 111

lecaniicola (Jaap.) Petch 96

liberiana Mains 68

neo-volkiana Y. Kobayasi 203

patoulliardii Koval 242

stylophora Mains 114

Hymenostilbe dipterigena Petch 262

kobayasii Koval 150

nutans (Kobayasi) Samson et Evans
230

sphaecophila (Ditmar ex Fr.) Petch
251

Hypocrella Sacc. 79

aurantiaca (Petch) Mains 80

castanea Petch 80

cornea Petch 81

duplex (Berk.) Petch 81

libera Syd. 82

palmae (Berk. et Curt.) Sacc. 83

Hypocrellaeae Koval 78

Isaria dubia Delacr. 175

gracilioides Y. Kobayasi 174

japonica Yasuda apud Lloyd 223

sinclairii (Berk.) Lloyd 180

Nectriella balansiae R. H. Arnold 51

Neocordyceps (Y. Kobayasi) Koval 266

Ophiocordyceps Petch 86

Paecilomyces cicadae (Miquel) Samson
217

erotyli (Petch) Kobayasi 167

longipes (Petch) Brown et Smith 61

tenuipes (Peck) Samson 210

Podonectria Petch 51

coccicola (Ell. et Ev.) Petch 54

Torrubiella Boudier 55

arachnophila (Johnston) Mains 57

gonylepticida (Möller) Petch 61

leiopus (Mains) Y. Kobayasi et Shi-
mizu 63

liberiana Mains 68

luteostrata Zim. 69

paxilata Petch 71

pulchra (Mains) Koval 71

tomentosa Pat. 76

Torrubiellaeae Koval 52

Sclerotium clavus 43

Sphacelia paspali Steph. 47

segetum Lev. 43

Sporotrichum hokkaidoense Y. Kobayasi
138

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
1. Общая часть	
История изучения, трактовка объема и классификационные схемы клавиципитальных грибов	5
Морфология, циклы развития, специализация, физиолого-экологическая характеристика	11
Критерии таксонов ранга семейства, рода и анда	18
Возможные филогенетические связи и пути эволюции	24
Распространение	29
Культивирование	34
Народнохозяйственное значение	38
2. Специальная часть (систематика)	
Порядок Clavicipitales	40
Ключ для определения семейств	41
Семейство Clavicipitaceae	41
Ключ для определения подсемейств	41
Подсемейство Clavicipitoideae	42
Род Claviceps	42
Подсемейство Balansiaideae	47
Род Balansia	47
Род Epichloe	51
Семейство Cordycipitaceae	52
Ключ для определения подсемейств	52
Подсемейство Torribiellaeae	52
Род Bagyua	53
Род Podonectria	54
Род Torribiella	55
Подсемейство Нупоцреллаеae	78
Род Helminthascus	78
Род Нупоцрелла	79
Подсемейство Cordycipitaeae	84
Род Cordyceps	84
Список литературы	270
Указатель латинских названий таксонов клавиципитальных грибов	285

ЭЛЕОНОРА ЗАХАРОВНА КОВАЛЬ
КЛАВИЦИПИТАЛЬНЫЕ
ГРИБЫ
СССР

*Утверждено к печати ученым советом
Института микробиологии и вирусологии
им. Д. К. Заболотного АН УССР*

Редактор
Т. Д. СТАНИШЕВСКАЯ
Оформление художника
В. Ж. ТИБОРОВСКОГО
Художественный редактор
Б. И. ПРИЩЕПА
Технический редактор
И. А. РАТНЕР
Корректоры
С. А. ДОЦЕНКО,
Н. А. ЛУЦКАЯ,
Л. Н. ТВОРКОВСКАЯ

Информ. бланк № 6258

Сдано в набор 18.02.84. Подп. в печ. 02.08.84. БФ 25656.
Формат 60×90/16. Бум. тип. № 1. Обыкн. нов. гарн.
Выс. печ. Усл. печ. л. 18,0. Усл. кр.-отт. 18,0.
Уч. изд. л. 20,87. Тираж 1000 экз. Заказ 4—468.
Цена 3 р. 50 к.

Издательство «Наукова думка».
252601 Киев 4, ул. Репина, 3.

**Отпечатано с матриц Головного предприятия республиканского
производственного объединения «Полиграфкнига».**
252057, Киев, ул. Довженко, 3 в Нестеровской городской типографии
Нестеров, Львовской обл., ул. Горького, 8. Зак. № 3944.